

Über die Blutgefäßversorgung des Gehirns
bei einigen Teleostiern

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der Doktorwürde

der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
zu München

Vorgelegt von
Vera von Zwehl
aus Hamburg

Mai 1960

Berichterstatter: 1. Prof. Dr. W. JACOBS

2. Prof. Dr. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 27. Juli 1960

Abdruck aus den

Zoologischen Jahrbüchern, Bd 79, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. 1961.

Begründet von J. W. SPENGEL

Herausgegeben von ALFRED KAESTNER in München, ERWIN STRESEMAN in Berlin,
MANFRED GERSCH in Jena und BERNHARD HASSENSTEIN in Freiburg i. Br.

VEB GUSTAV FISCHER VERLAG JENA

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser“ Jena

Printed in Germany

Lizenznummer ZLN 5095

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

Über die Blutgefäßversorgung des Gehirns bei einigen Teleostiern¹⁾²⁾

Von

Vera von Zwehl

Mit 41 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

A. Einführung	372
1. Problemstellung und Literaturübersicht	372
2. Vergleich der Nomenklaturen	373
a) Überblick über das Carotidensystem und die vorderen Cardinalvenen	373
b) Schema des Gehirnbaues	376
3. Material und Methode.	377
B. Gefäßversorgung des Gehirns bei vier Teleostiern	378
1. Verlauf der extra- und intracranialen Arterien und Venen	378
a) <i>Phoxinus laevis</i> L.	378
b) <i>Nemachilus barbatulus</i> GTHR.	388
c) <i>Esox lucius</i> L.	394
d) <i>Anguilla anguilla</i> L.	400
2. Vergleichende Angioarchitektonik der einzelnen Gehirnabschnitte	406
a) Allgemeine Beobachtungen	406
b) Telencephalon	407
c) Diencephalon	411
d) Mesencephalon.	419
e) Cerebellum	424
f) Medulla oblongata	427
C. Diskussion	429
D. Zusammenfassung	434
E. Verzeichnis der Abkürzungen.	435
F. Literatur	436

1) Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

2) Für die Überlassung des Themas möchte ich Prof. Dr. W. Jacobs herzlich danken.

A. Einführung

1. Problemstellung und Literaturübersicht

Eine morphologische Bearbeitung des Blutgefäßsystems im Gehirn von Knochenfischen kann unter verschiedenen Gesichtspunkten durchgeführt werden. Für die vergleichende Anatomie müssen die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung der Arterien und Venen berücksichtigt und eventuelle Homologisierungsmöglichkeiten ausgewertet werden. Als Grundlage für physiologische Probleme ist ein quantitativer Vergleich des Kapillarisierungsgrades verschiedener Gehirngebiete wichtig. In der experimentell arbeitenden Ethologie kann in bezug auf Ausschaltungsversuche einzelner Hirnteile eine genauere Kenntnis von Lage und Verlauf der Blutgefäße in den größeren Gehirnabschnitten von Bedeutung sein: der bei Operationen zwangsläufig auftretende Gefäßausfall kann Atrophie von nichtoperierten Gehirnpartien zur Folge haben, was zu falscher Interpretation der Experimente Anlaß gibt.

Die eigentliche Zielsetzung dieser Arbeit ist jedoch auf eine vergleichende Untersuchung der Blutgefäßversorgung anatomisch und funktionell verschieden betonter Gehirntypen bei Knochenfischen gerichtet. Bekannterweise findet sich bei keiner Vertebratengruppe eine so ausgeprägte Anpassung des Gehirnbau an die Lebensweise wie bei den Teleostiern (GEIGER 1956, LISSNER 1923, H. E. EVANS 1952, H. M. EVANS 1931). Sie geht so weit, daß man bereits aus dem groben Vergleich der einzelnen Gehirnabschnitte mit beträchtlicher Sicherheit auf das ökologische, besonders auf den Nahrungserwerb gerichtete Verhalten der einzelnen Fischtypen schließen kann. So hat z. B. der Aal ein stark entwickeltes Riechhirn, im Verhältnis dazu ein kleines Tectum opticum und eine normal konfigurierte Medulla oblongata („Riechtyp“); der Hecht weist ein unterentwickeltes Telencephalon auf, ein stark ausgebildetes Tectum und eine normal gebildete Medulla („Sehtyp“); einige Cypriniden und Cobitiden bedienen sich bei der Nahrungssuche hauptsächlich der Geschmacksorgane und daher erscheinen die entsprechenden Zentren der Medulla oblongata, Lobi vagi und Lobi faciales, hypertrophiert („Geschmackstyp“). Die Elritze ist in ihrem ökologischen Verhalten ein recht vielseitiger Typ, was auch im Größenverhältnis der einzelnen Gehirnabschnitte zum Ausdruck kommt; sie wurde hier als „Grundtyp“ bzw. Vergleichsbasis herangezogen.

Es ist also zu untersuchen, ob der Grundbauplan der Gefäßversorgung des Teleostiergehirnes bei den vorhin genannten Typen eine nur qualitative Abwandlung erfährt oder ob Neukonstruktionen des Gefäßapparates den besonderen Verhältnissen gerecht werden.

So zahlreiche, in ihrer Vielfalt fast verwirrende Literaturangaben über das Blutgefäßsystem der Fische zur Verfügung stehen, so spärlich sind sie in bezug auf die eigentlichen Gehirngefäße der Teleostier. Die meisten Autoren beschäftigten sich mit Elasmobranchiern (O'DONOGHUE & ABBOT 1928, CORRINGTON 1930, um nur einige der neueren zu nennen), oder verglichen diese mit Amphibien und höheren Vertebraten (z. B. HOFMANN 1900 und 1901, DE VRIESE 1905). Das

Kopfgefäßsystem von Knochenfischen wurde eingehender von ALLIS (1908a und b, 1912), MOTT (1951) und GÜNTHER & DECKERT (1956) untersucht; Zusammenfassungen brachten u. a. GOODRICH (1930) und GRODZINSKI (1938). Alle diese Arbeiten behandelten jedoch nur die größeren Arterien und Venen des Kopfes, ohne näher auf die Versorgung innerhalb des Gehirns einzugehen. Übersichtliche Darstellungen von Gehirngefäßen gaben ROOFE (1934) bei *Amblystoma*, LÜDICKE (1930) bei Schlangen und endlich KRZANOWSKA (1954) bei *Silurus glanis*; KAPPERS (1933) und ABBIE (1934) beschränkten sich auf den Vergleich der Vorderhirnarterien von Selachiern, Amphibien und Reptilien.

Eine andere Arbeitsrichtung ist die der quantitativen Bestimmung der Gefäßdichte in einzelnen Gehirngebieten; die Methode beruht hier nicht auf Präparation der Gefäße, sondern auf Messungen des Kapillarovolumens bzw. deren Länge, an mikroskopischen Schnitten injizierter Gehirne. Solche Analysen sind besonders bei Säugern unternommen worden; CRAIGIE (1920) bei der Ratte, DUNNING & WOLFF (1937) bei der Katze, SHELLSHEAR (1933) und ALTSCHUL (1939) an menschlichen Gehirnen; WILLIAMS (1937) und HELFER (1957) untersuchten die Gefäßentwicklung in embryonalen Vogelgehirnen; CRAIGIE erweiterte die Vergleichsmöglichkeiten auch unter verschiedenen Tiergruppen durch Messungen an Gehirnen des Holocephalen *Chimaera coliei* (1927) und des Selachiers *Squalus sucklii* (1928) und zuletzt des Frosches (1938). Über Knochenfische liegen keine entsprechenden Untersuchungen vor.

Von Interesse sind noch die Arbeiten von SCHARRER (1930, 1932, 1954) und FLORENTIN (1936), in denen auf die Zusammenhänge zwischen neurosekretorischer Aktivität und Kapillardichte in den vegetativen Kernen des Hypothalamus hingewiesen wird.

2. Vergleich der Nomenklaturen

a) Überblick

über das Carotidensystem und die vorderen Cardinalvenen

Arterien. Ein kurzer Überblick über die Grundzüge des Kopfgefäßsystems bei Fischen mag zur Orientierung über Lage, Homologie und Nomenklatur der wichtigsten zum Gehirn führenden Arterien dienen. Im allgemeinen werde ich mich an die Zusammenfassungen von GOODRICH (1930) und GRODZINSKI (1938) halten; bei Unstimmigkeiten verwende ich die Nomenklatur von GOODRICH.

Bei den Fischen entspringen die Kiemenarterien, die Arteriae branchiales afferentes, aus dem Truncus arteriosus (Aorta ventralis), welcher das venöse Blut vom Herzen zu den Kiemen leitet. Meist gehen die Aa. br. aff. I¹⁾ und II (bzw. III und IV der 6 Embryonalbögen) einzeln vom Truncus art. aus, die III. und IV. Kiemenarterie (bzw. V. und VI.) gemeinsam oder jedenfalls nahe nebeneinander. Das Blut verteilt sich in den Kapillargefäßen der Kiemenblättchen und wird in den Arteriae branchiales efferentes (Aa. epibranchiales) wieder gesammelt. Diese münden in die beiden Aortae laterales (Ao. dorsales lat., Radices aortae, Längsarterien) oder auch, nach deren caudaler Vereinigung zur Aorta dorsalis (Ao. medialis), direkt in die letztere. Rostrad setzen sich die Ao. laterales in die Arteriae carotides internae fort; bilden diese etwa im Bereich der Hypophyse eine Queranastomose, so entsteht ein geschlossener Gefäßring. Dieser sogenannte Circulus cephalicus kann nach caudal

1) Abkürzungen vgl. S. 435.

nur die beiden ersten Epibranchialarterien einschließen (wenn also die Ao. laterales sich schon vor dem Eintritt der Aa. br. eff. II zur Aorta dorsalis verbunden haben), oder auch die ersten und zweiten abführenden Arterien (z. B. *Phoxinus*, *Nemachilus*, *Anguilla*, *Esox*), oder auch alle vier sogenannten „Kiemenvenen“ (RIDEWOOD 1899).

Die Grenze zwischen Aortae laterales und Aa. carotides internae wird bei den einzelnen Autoren verschieden angegeben. GRODZINSKI (1938) betrachtet „die Stelle, wo die vorderste Epibranchialarterie (bei Elasmobranchiern die des Hyoidbogens, bei Teleosteiern die des ersten Kiemenbogens) die Längsarterie erreicht“ als Anfang der A. car. int. Da auch bei Teleostierembryonen der hyoide Gefäßbogen noch vollständig erhalten ist, und erst im Lauf der Entwicklung nur ein dorsaler Teil davon übrig bleibt, rechnen manche Autoren das Stück bis zum Austritt der Arteria hyoidea efferens (A. hyoopercularis) noch zur Längsarterie (ALLIS 1908a und b, 1912). Falls die sogenannte „A. carotis externa“ nicht ein Ast der A. hyoid. eff. ist oder wenigstens gleichzeitig entspringt, wird die Strecke bis zur Teilung in A. car. int. und „A. car. ext.“ noch A. carotis communis genannt (ALLIS 1912, GÜNTHER & DECKERT 1956 u. a. m.).

GOODRICH bezeichnet als A. car. int. die Verlängerung der Aortae laterales nach der Abzweigung der „A. car. ext.“ der meisten Autoren. Er lehnt aber aus vergleichend anatomischen Gründen bei Fischen die Bezeichnung A. carotis externa ab, da diese bei *Tetrapoda* ein ventrales und kein dorsales Gefäß darstellt und ein ganz anderes Versorgungsgebiet als diese „Carotis externa“ der Fische hat. GOODRICH nennt dieses Gefäß Arteria orbitalis und betrachtet es als homolog der sich in die Orbitalarterien aufspaltenden Arteria stapediale der höheren Wirbeltiere, bei denen das Hyomandibulare zur Columella auris oder zum Stapes geworden ist. (O'DONOGHUE (1928) geht so weit, es deshalb auch bei *Scyllium* A. stapediale zu nennen; CORRINGTON (1930) befürwortet die Bezeichnung A. facialis.) —

GRODZINSKIS Auffassung von A. orbitalis und A. hyoopercularis scheint von der von GOODRICH abzuweichen. Nach GRODZINSKI entspringt die A. orbitalis bei Elasmobranchiern „an der Grenze zwischen der Aorta und A. carotis int. oder direkt von der letzteren“, bei Teleostiern dagegen nimmt sie „ihren Ursprung von der Karotis dort, wo sie medial gegen die Mitte der Schädelbasis umbiegt, also viel weiter kranialwärts als bei Elasmobranchiern“. Das Gefäß, das bei Teleostiern „am Wurzelabschnitt der A. carotis int.“ entspringt, nennt er A. hyoopercularis. Nach den angegebenen, in der Literatur gebrauchten Synonyma und im Vergleich jeweils „modifizierter“ Abbildungen des Kopfgefäßsystems von *Gadus* bei verschiedenen Autoren ist aber GRODZINSKIS A. hyoopercularis bei Teleostiern homolog der A. orbitalis von GOODRICH und der A. carotis externa von ALLIS (nicht seiner A. hyoid. eff.!), während GRODZINSKIS A. orbitalis wiederum gleichzusetzen ist mit ALLIS' A. orbitonasalis, d. h. mit der rostralen Verlängerung der A. carotis int. nach Abgabe der Äste zum Gehirn (A. cerebralis, A. encephalica) und zum Auge (A. optica). GOODRICH ist im Zweifel, ob er diese Fortsetzung wie ALLIS bezeichnen oder weiterhin als A. car. int. führen soll (das Gefäß ist abgebildet, aber nicht beschriftet). Ich werde es als A. orbito-nasalis betrachten, da diese Bezeichnung auch mit dem Versorgungsgebiet übereinstimmt.

Ein weiterer Gefäßkomplex, dessen Homologisierung und Benennung einige Schwierigkeiten bereitet, hängt mit der Pseudobranchie zusammen. Viele Untersuchungen sind diesem Problem schon gewidmet worden. Die ersten, die sich morphologisch damit befaßten, waren MÜLLER (1840), DOHRN (1886), MAURER (1884 und 1888). Im Laufe der Jahre folgten noch weitere Arbeiten, welche außer der Homologisierung der Gefäßversorgung (STORK 1932, ALLIS 1908a und b, 1912) auch den

histologischen Aufbau der Pseudobranchie (SCATIZZI 1931, VIALLI 1926, GRANEL 1923) und deren biologische und physiologische Bedeutung für Larven und adulte Fische behandelten (KRŽANOVSKI 1934, LEINER 1937, RAUTHER 1940 u. a. m.). — Da die von mir untersuchten Fische in bezug auf die Pseudobranchien Vertreter verschiedener Typen sind bzw. gar keine besitzen (der Aal nur im larvalen Zustand), werde ich Einzelheiten gesondert beschreiben. Im allgemeinen sei nur zusammengefaßt, daß LEINER die katalytische Wirksamkeit der acidophilen Zellen bei der Reaktion $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ erkannt hat, daß das Blut aus der Pseudobranchie ausschließlich die sogenannte Chorioidealdrüse (oder besser Corpus chorioideum) des Auges versorgt (RAUTHER), und daß „das Verschwinden der Pseudobranchie immer vom Verschwinden der Glandulae chorioideae begleitet“ ist (KRŽANOVSKI).

Aus diesem Grund schlage ich vor, als Arteria ophthalmica magna nur die Fortsetzung der abführenden Pseudobranchialarterie (A. pseud. eff.) zu bezeichnen, die nach einer Anastomose mit der Gegenseite zum Corpus chorioideum des Auges führt. (Eine direkte Verschmelzung mit dem Carotidensystem besteht nur bei Selachiern und Teleostierlarven.) Das Gefäß dagegen, das von der A. carotis ausgehend (bei pseudobranchienlosen Fischen als einziges) das Auge versorgt (Retina usw.), sollte man A. optica (oder A. centralis retinae DOHRN) nennen. — In der vergleichenden Anatomie der höheren Wirbeltiere hat sich die Bezeichnung „A. ophthalmica“ für die von der Carotis stammende Augenarterie wohl schon zu sehr eingebürgert, als daß eine homologe Umbenennung in A. optica zu rechtfertigen wäre. GOODRICH deutet diesen Gesichtspunkt an, indem er von einer „optic artery (so-called ophthalmic of Tetrapods)“ spricht.

Die gesamte arterielle Blutzufuhr zum Gehirn selbst wird von der A. car. int. und ihren Ästen übernommen [nach dem Abgang der A. orbito-nasalis wird das Gefäß auch als A. cerebialis bzw. A. encephalica (KRZANOWSKA 1954) bezeichnet]. — Für deren weiteren Verlauf sei auf die Einzeldarstellungen (S. 378ff.) verwiesen.

Venen. Das venöse Gefäßsystem unterliegt noch ausgesprochenen Variationen als das arterielle, nicht nur beim Vergleich verschiedener Gattungen, sondern auch bei den Individuen innerhalb einer Art (ROOFE 1934 u. a. m.). Es kann daher nur ein etwas schematischer Überblick gegeben werden; außerdem sollen nur die mit dem Gehirn in Beziehung stehenden Venen berücksichtigt werden.

Zwischen dem Gehörorgan und den Orbitae, seitlich des Gehirns, treten gleichzeitig oder nacheinander mehrere Venenäste zusammen, um dann als Vena cardinalis anterior ventro-lateral der Gehirnkapsel nach rückwärts zu verlaufen; es sind vor allem die Vena nasalis, von der Nase zwischen den Orbitae nach hinten, und die Vena orbitalis vom Auge her.

Das Venensystem des Gehirns selbst umgibt dessen ventro-laterale und dorsale Oberfläche mit Sammelgefäßen, die zu größeren Stämmen zusammenfließen: die Vena cerebri anterior, media und posterior; die beiden letzteren münden direkt in die vordere Cardinalvene, die Vena cer. med. umfaßt ein sehr umfangreiches Sammelgebiet, weswegen man sie nochmals in drei Äste unterteilt: Ramus anterior, medius und posterior.

An der dorsalen Oberfläche des Gehirns zieht, teils innerhalb, teils unter der Meninx, eine mediane Vene von vorn bis hinten, die LÜDICKE (1939) als Vena longitudinalis cerebri bezeichnet. Sie stellt gleichermaßen eine dorsale Verbindung zwischen der vorderen und der hinteren Gehirnvene dar, hat eigentlich kein selbständiges intracerebrales Sammelgebiet und geht caudal direkt in die Venae cer. post. über, als deren Verlängerung nach vorn sie gelten kann. Ich habe sie hier nicht unter gesondertem Namen berücksichtigt.

b) Schema des Gehirnbaues

Mit dem Bau des Teleostiergehirns haben sich schon überaus viele Autoren beschäftigt; ich werde einige davon in den einschlägigen Kapiteln berücksichtigen. Eine klare, allgemeingültige Zusammenfassung der Tatsachen zu geben oder auf Einzelheiten und Homologiefragen einzugehen, ist mir jedoch nicht möglich und liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Eine kurze Übersicht über den Grundbauplan der verschiedenen Gehirnabschnitte wird für das Verständnis der hier dargelegten Befunde genügen.

Das Vorderhirn besteht aus den massiven paarigen Hemisphären (Basalganglien, Lobi olfactorii, Corpora striata), die von dem bei Fischen noch epithelial ausgebildeten Pallium dorsal bedeckt werden. Sie sind durch die ventrale Commissura anterior untereinander verbunden und mit dem übrigen Hirn durch den meist kurzen „Vorderhirnstiel“ (KAPPERS 1921; pedunculi thalami SHELDON 1912), der bereits in das Zwischenhirn überleitet. Am rostralen Pol befinden sich die primären Riechzentren, die als Bulbi olfactorii bekannt sind; sie liegen entweder den Riechgruben an und sind durch einen Tractus olfactorius mit dem Telencephalon verbunden (gestielte B. o.: *Phoxinus*, *Nemachilus*), oder sie sitzen dem Vorderhirn direkt auf, und ein längerer Nervus olfactorius zieht von der Nase in die Formatio bulbaris (sitzende B. o.: *Esox*, *Anguilla*).

Das Zwischenhirn ist in seinem Aufbau sehr kompliziert und umfaßt dorsal den Epithalamus mit den Ganglia habenularia und den epithelialen Ventrikelausstülpungen (Epiphyse, Dorsalsack); dann den eigentlichen Thalamus und an der ventralen Basis den Hypothalamus. Dieser reicht bis vor zum Chiasma opticum und gliedert sich in die paarigen Lobi laterales und den ventro-rostral dazwischenliegenden Lobus medius, der die Hypophyse trägt. Lobi laterales und Lobus medius werden auch unter der Bezeichnung Lobi inferiores zusammengefaßt. Der Saccus vasculosus, falls vorhanden (hier nur bei *Anguilla*), liegt hinter der Hypophyse, zwischen den Lobi inferiores und dem rostro-ventralen Ende der Medulla.

Der wichtigste Teil des Mittelhirns ist sein dorsal vorgewölbtes Dach, das Tectum opticum, in das die Sehnervenfasern einstrahlen von median und lateral. Im hinteren Mittelhirnboden befinden sich beiderseits die Tori semicirculares, dazwischen die Eminentia medialis.

In den Mittelhirnventrikel hinein ragt die Valvula cerebelli, die sich caudodorsad im Corpus cerebelli fortsetzt; letzterer, die Kleinhirnplatte, liegt mehr oder weniger über der Fossa rhomboidea.

Der Mittelhirnboden geht unmittelbar über in die Medulla oblongata. Dort liegen die Wurzeln der meisten Hirnnerven, deren wichtigste der N. trigeminus (V), N. facialis (VII), N. acusticus (VIII) und N. vagus (X) sind. Bei den Cyprinoidea sind die Kerngebiete des N. facialis (der unpaar ver wachsene Lobus facialis bzw. impar) und des N. vagus (Lobi vagi) verhältnismäßig, sehr stark ausgeprägt.

Noch einige Bemerkungen zu den Ventrikelverhältnissen: den Raum unter der pallialen Decke des Telencephalon bezeichnet man als Ventriculus communis (Ventric. impar); die Rautengrube stellt den Ventric. IV dar; sämtliche Hohlräume des Zwischenhirns gehören zum Ventric. III, welcher sich seinerseits in den Ventrikel des Mittelhirns (Ventric. lobi optici; Recessus tecti HALLER 1934) und den Aqueductus Sylvii fortsetzt. Der 3. Ventrikel weist im Hypothalamus einige Recessi auf, die von den einzelnen Autoren verschieden benannt werden. Ich halte mich zum Teil an die Beschreibung von GOLDSTEIN (1905) und verwende folgende Nomenklatur: Der als Ventriculus medialis hypothalami bezeichnete ventro-mediane, mehr oder weniger spaltförmige Abschnitt des 3. Ventrikels erstreckt sich von der praechiasmatischen Region bis zum caudalen Ende des Lobus medius und gliedert sich in mehrere erweiterte Recessi. Der vor dem Chiasmawulst gelegene Raum wird allgemein Rec. praeopticus genannt, dahinter schließt sich ein entsprechender Rec. postopticus an. Etwa in der Höhe der vorderen Hälfte des Lobus medius geht nach beiden Seiten ein Recessus (lobi) lateralis ab (Ventriculus lateralis GOLDSTEIN), der sich innerhalb der Lobi laterales von dorso-median nach ventro-lateral bis an deren hinteres Ende hinzieht. Nach unten zur Hypophyse kann sich der Ventrikel zum Rec. infundibuli verlängern. Fast am ventro-caudalen Ende des Lobus medius findet man zwei kleinere Hohlräume nach ventro-lateral, die ich Recessi lobi medii nenne; sie entsprechen den Rec. laterales von GOLDSTEIN und dem Rec. posterior sive mammillaris von KAPPERS (1921) und HALLER (1934). (Siehe auch CHARLTON 1928.)

3. Material und Methode

Material. Zur Untersuchung gelangten jeweils:

Phoxinus laevis L., Elritze, 12 Exemplare, Gesamtlänge 51—66 mm; (Umgebung von München).

Nemachilus barbatulus GTHR., Bartgrundel, 15 Exemplare, Gesamtlänge 56—84 mm (Umgebung von München).

Esox lucius L., Hecht, 10 Exemplare, Gesamtlänge 69—107 mm (Königssee).

Anguilla anguilla L., Aal, 11 Exemplare, Gesamtlänge 190—260 mm (Hamburg).

Methode. Betäubung der Fische in 0,5—1 % Urethanlösung; Injektion von WAGNER-Füllertusche in den Bulbus arteriosus mit einer 5—10-ccm-Injektionsspritze; Fixierung der ganzen Köpfe nach SANNOMIYA (absoluter Alkohol 100 ccm, Sulfosalicylsäure 3 g, Eisessig 5 ccm) oder

CARNOY (absoluter Alkohol 60 ccm, Chloroform 30 ccm, Eisessig 10 ccm) (s. ROMEIS); Entkalkung mit H_2SO_3 ; Entwässerung über die Alkoholstufen; Einlegen in 2, 4 und zuletzt 8% Cedukol (im ganzen 3—4 Wochen lang); Eindickung; Härtung mit 70% Alkohol; Überführung der einzelnen Cedukolblöcke über absoluten Isopropyl- in Isobutylalkohol und schließlich Durchtränkung mit Paraffinöl.

Um die Blöcke am Mikrotom einspannen zu können, wurden sie mit Uhu-Hartklebstoff auf einer Holzunterlage befestigt. — Die 50, 100 und größtenteils 200 μ dicken Schnitte wurden trocken aufgelegt, zwischen zwei Objektträgern flach gepreßt, in mehrmals gewechselten Xylolstufen vom Paraffinöl befreit und ungefärbt in Caedax eingedeckt. Die nunmehr schwarz erscheinenden Blutgefäße wurden im binocularen Stereoskop verfolgt und zum Teil graphisch auf eine Ebene projiziert.

Außerdem wurden von jeder Fischgattung noch drei nicht injizierte Köpfe nach Entkalkung in Paraffin eingebettet, in den verschiedenen Schnittrichtungen in 10—15 μ -Serien zerlegt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt, als Zellbildpräparate zur mikroskopischen Orientierung der Gehirnstrukturen und deren Vergleich mit den ungefärbten dicken Schnitten.

Weitere Exemplare wurden im ganzen fixiert und unter dem Binokular sorgfältig präpariert.

B. Gefäßversorgung des Gehirns bei vier Teleostiern

1. Verlauf der extra- und intracranialen Arterien und Venen

a) *Phoxinus laevis* L.

Arterien. Elritzen haben eine Pseudobranchie; ihr zuführendes Gefäß, die A. mandibularis afferens, ist eine ventrale Verlängerung der 1. Epibranchialarterie. Die abführende A. pseud. eff. verläuft parallel zur A. carotis interna nach vorn zur Mitte, wo sie mit der Gegenseite durch eine Brücke verbunden ist, die knapp ventral des Carotidensystems, etwa im Bereich des Chiasma opticum, einen Bogen bildet; sie setzt sich nach rechts und links in die A. ophthalmica zum Corpus chorioideum des Auges fort (Abb. 1).

Von den Aa. carotides internae zweigen kurz vor deren paarigem Eintritt in die Schädelbasis (im Bereich des Keilbeins, etwa in Höhe des vorderen Randes der Hypophyse) beiderseits die Aa. orbito-nasales ab; sie ziehen außerhalb der Gehirnkapsel zwischen den Orbitae nach vorn, geben meist je einen Ast zum Musculus rectus anterior des Auges ab, versorgen die Musc. obliqui und enden in der Nasenregion.

Der Circulus cephalicus ist bei *Phoxinus* an seinem rostralen Ende nicht (oder selten) geschlossen: die beiden inneren Carotiden liegen innerhalb des Schädels meist eng nebeneinander, jedoch ohne offene Verbindung. Rostral der Hypophyse geben sie jeweils die Aa. cerebri post. nach dorso-lateral ab, die sich schließlich zur A. basilaris vereinigen, und ziehen als Aa. cer. ant. noch ein Stück weiter vor. Dort, unterhalb des Chiasma opticum, biegen sie nach oben ab, und an dieser Krümmungsstelle entspringt die A. optica (A. centralis retinae DOHRN); letztere legt sich an den Sehnerven an, dringt ventro-caudal desselben in den Augenvulbus ein und verzweigt sich flächig an der Grenze zwischen Glaskörper und der innersten Ganglienzellen-

Wo eine Anastomose der inneren Carotiden zur Ausbildung gelangt, werden an dieser Stelle die Aa. cer. post. abgegeben. — Eine weitere Besonderheit, die schon bei anderen Fischen vereinzelt beobachtet worden ist (ALLIS 1908a), ist eine indirekte Verbindung zwischen dem Carotiden- und dem pseudobranchialen Arteriensystem: fast immer kann man ein oder mehrere kleine Gefäße verfolgen, die aus dem anastomotischen Verbindungsgefäß der Aa. pseud. eff. (oder auch erst aus den Aa. ophthalm.) nach rückwärts in die Aa. cer. ant. (bzw. A. car. int.) münden.

Der Verlauf der Aa. cerebri anteriores ist nur in seinen prinzipiellen Zügen bei allen untersuchten Elritzen gleich ausgebildet; eine individuelle Variabilität ist sowohl bei *Phoxinus* wie auch bei den anderen Fischen zu berücksichtigen. — In der Regel umgreifen die Aa. cer. ant. die Nervi optici außen von ventral nach dorsal

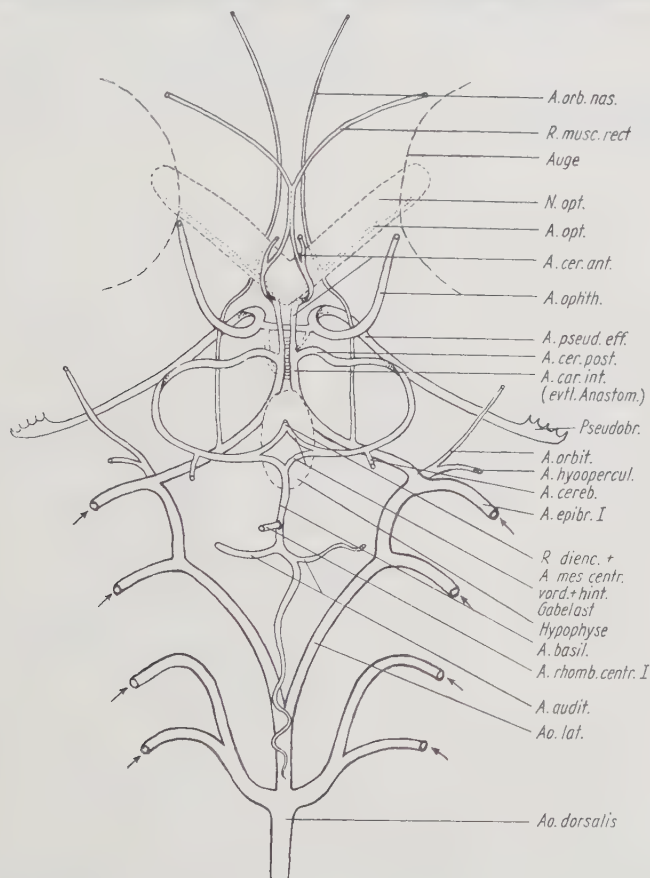


Abb. 1. *Phoxinus*, Carotiden. (Halbschematisch, von dorsal.)

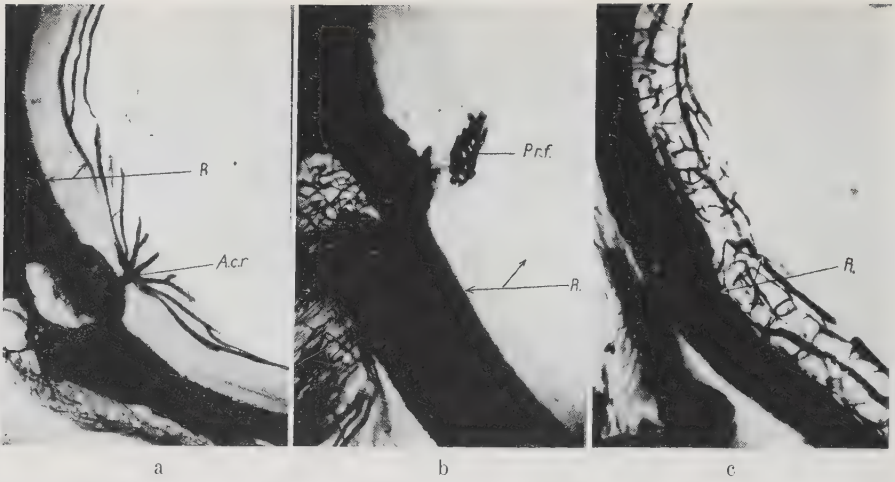


Abb. 2. Arterielle Verzweigungen in der Retina (rechtes Auge, 200 μ). a *Phoxinus* (transversal); b *Esox* (horizontal); c *Anguilla* (horizontal). R. = Retina; A.c.r. = A. centralis retinae; Pr.f. = Processus falciformis.

und geben oberhalb der Sehnerven je einen Ast nach vorn ab: diese Rami musculi recti liegen getrennt (oder eine kurze Strecke mit der Gegenseite verschmolzen) dorsal der Aa. orbito-nasales am Parasphenoid entlang und biegen zwischen den Orbitae nach den Seiten ab, zum Musc. rectus ant. bulbi. — Dorsal des Chiasma opticum anastomosieren die vorderen Gehirnarterien und schließen hiermit das vordere Ende des Circulus Willisii (Abb. 3a und b). An dieser Verbindungsstelle entspringen folgende Gehirngefäße:

a) die unpaare A. prosencephali basilaris KRZANOWSKA (Ramus hemisphaerii ventralis ROOFE); sie verläuft median entlang der ventralen Oberfläche des Telencephalon und der kurzen Tracti olfactorii, und verzweigt sich erst in den Bulbi olfactorii;

b) die unpaare A. prosencephali centralis KRZANOWSKA (Ramus hemisph. medialis ROOFE?); entweder direkt von der Anastomose zwischen den Aa. cer. ant. oder von der A. pros. basil. aus zieht sie caudal der Commissura anterior senkrecht dorsad, gabelt sich erst oberhalb dieser Commissur auf und verzweigt sich in den beiden Hemisphärenhälften von median nach vorn, hinten und seitlich;

c) von dieser Arterie (eventuell von den Aa. cer. ant. aus) führt eine kurze Abzweigung zu einem kleinen flachen Netz aus relativ weitleumigen Gefäßen oberhalb des Chiasmas, etwa zwischen letzterem und dem ventralen Boden des Recessus praeopticus (Abb. 4);

d) ein Gefäßpaar, das ich Aa. epithalami nenne (A. epiphysealis KRZANOWSKA); diese Arterien gehen seitlich am Telencephalon dorsalwärts und, direkt vorn an den

Tracti optici anliegend, zwischen Tel- und Diencephalon mediad; sie enden im Sacculus dorsalis und der Epiphyse; ob auch Äste in das Zwischenhirn und in die Habenulae abgegeben werden, konnte nicht genau ermittelt werden, da die Arterien so nahe an dem von der Habenula kommenden Ast des Ramus ant. der Vena cerebri media liegen, daß man sie nur schwer auseinanderhalten kann:

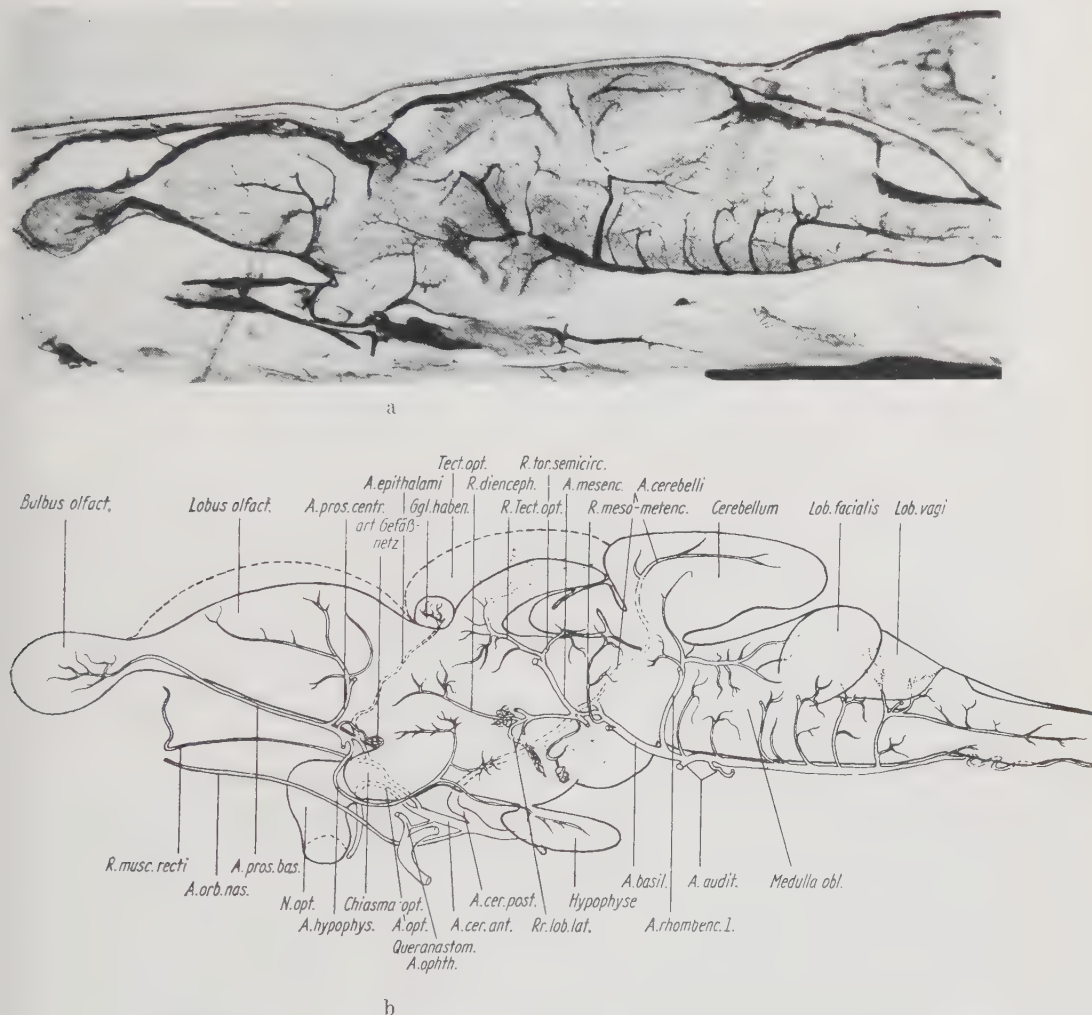


Abb. 3. *Phoxinus*, arterielle Blutgefäßversorgung des Gehirns. (Sagittale Übersicht.) a Medianer Schnitt. (200 μ ; A. cerebelli meist nicht so stark ausgebildet wie hier.) b Arterien der rechten Gehirnhälfte (halbschematisch!). Punktiert: Arterien innerhalb des Gehirns; fein gestrichelt: Arterien an lateraler Oberfläche des Gehirns; grober gestrichelt: laterale Wölbung des Tel- und Diencephalon.



A. pros. centr.

Rec. praeopt.

art. Gefäßnetz

Aa. epithalami

A. pros. centr. +

N. opt.

Abb. 4. *Phoxinus*, Telencephalon. (Transversal, 200 μ .) Gefäßnetz zwischen Chiasma opticum und Recessus praeopticus. (Schnitt schließt caudal an Abb. 19a an.) + = keine Verbindung zwischen A. pros. und Netz; letzteres liegt in caudalerer Ebene.

e) endlich noch ein dünneres Gefäß, die A. hypophysealis KRZANOWSKA; sie biegt zwischen den Nervi optici rostral des Chiasma wieder nach ventral ab, zieht entlang der Oberfläche des Chiasmawulstes nach rückwärts und versorgt, nach Abgabe einiger Zweige in das Innere des Hypothalamus caudal des Tractus opticus, die Hypophyse vom Stiel aus (Abb. 3). — In einem Präparat ist deutlich zu sehen, wie Seitenäste der A. hypophys. die beiden Nervi optici zwischen Chiasma und Auge von ventral her umgeben und diese mit Längsgefäßen versorgen, bevor die Arterie selbst caudalwärts am Diencephalon weiterzieht (Abb. 5).

Die Aa. cerebri posteriores entspringen latero-rostral der Hypophyse von den Aa. car. int.; sie biegen sogleich nach den Seiten um und ziehen nach oben und caudad, entlang der Lobi inferiores bis etwa zum Austritt des Nervus oculomotorius (III), unterhalb des hinteren ventralen Randes des Tectum. Dort werden beiderseits die Aa. cerebelli (KRZANOWSKA) nach dorsal abgezweigt. Diese sind bei *Phoxinus* nicht sehr stark ausgebildet; sie verlaufen an der hinteren Tectumgrenze nach dorsal und innen und erschöpfen sich seitlich zwischen Corpus und Valvula cerebelli. Nur bei zwei Individuen ist eine der beiden Aa. cerebelli ziemlich mächtig: einmal versorgt sie von links die entsprechende Hälfte des Kleinhirns, das andere Mal verzweigt sie sich in dessen Mitte in der Zona granularis von vorn nach hinten und seitlich. — Die Aa. cer. post. dringen weiterhin am caudalen Ende des Zwischenhirns in einem horizontalen Bogen in das Innere der Lobi inferiores, gabeln sich kurz vor der Median-

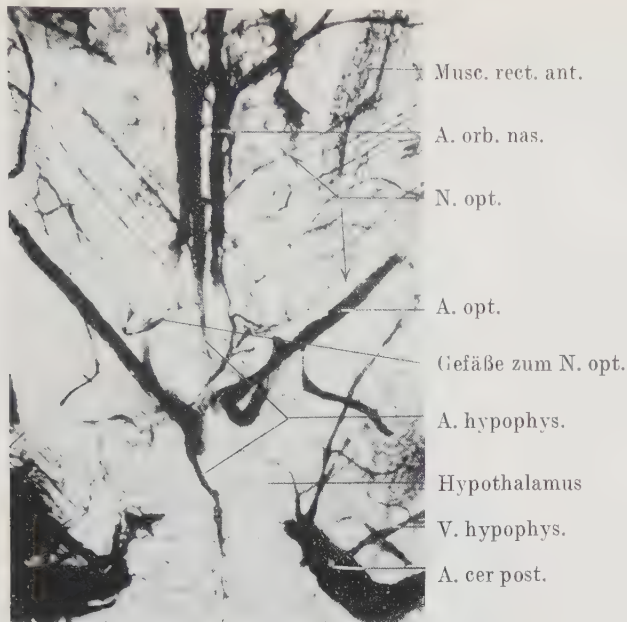


Abb. 5. *Phoxinus*, Gefäße zum Nervus opticus. (Horizontal, 200 μ , rostral oben.)

linie nach vorn und hinten auf und anastomosieren mit der jeweiligen Gegenseite (Abb. 1).

Die vorderen Gabeläste setzen den Bogen rostrad fort. Noch bevor sie zusammenreffen, gehen von einer (meist der rechten) oder von beiden Seiten kleine Gefäße ventrad, wo sie zwischen den *Recessi lobi medii* und den anliegenden caudo-medianen Teilen der *Lobi laterales* (Gegend der *Corpora mammilaria*?) ein dichtes Kapillarnetz bilden. — Die Anastomose der rostralen Gabeläste ist jedoch nicht immer vollständig, so daß die folgenden Gefäße, die von dieser Stelle ausgehen, je nach Individuum nur von der rechten bzw. nur von der linken oder von beiden *Aa. cer. post.* ihr arterielles Blut beziehen:

a) Der *Ramus diencephali* (Abb. 1, 3) zieht in der Medianlinie waagrecht nach vorn (von beiden oder nur der linken Seite aus) bis oberhalb des caudalen Endes des *Lobus medius hypothalami*; von dort gehen ab: α) zwei *Rami loborum lateralium* im Bogen nach caudo-ventral in die *Lobi laterales*, parallel zu deren Oberfläche und entlang des *Recessus lateralis*, und geben radiäre Kapillaren von der Mitte zur Peripherie ab. Direkt unter ihrem Ursprung entstehen zwei dichtere Gefäßknäuel um den Eingang zu den *Recessi laterales*. β) Ein Gefäß (oder -paar) läuft weiter nach vorn, entlang der Ventrikelwand, und versorgt das Gebiet des Diencephalon bis zu den *Tracti optici* und dem von der *A. hypophys.* übernommenen Gebiet. γ) Ein oder zwei Äste verzweigen sich oben im Thalamus, bis vor zur Habenularregion.

b) Das hauptsächlichste und wichtigste Gefäß, das aus der Vereinigung beider rostraler Aa. cer. post. Äste (seltener nur aus dem rechten Ast) entsteht, ist die A. mesencephali centralis (KRZANOWSKA) (Abb. 1, 3). Sie verläuft median senkrecht nach oben, leicht rostralwärts und spaltet sich am Boden des Mittelhirnventrikels in vier Äste auf. Die Reihenfolge der Teilung ist individuell verschieden: bei manchen Tieren ergeben sich erst vordere und hintere Zweige, dann jeweils rechte und linke, bei anderen ist es umgekehrt: oft sogar entstehen aus der einen Hälfte drei Äste und aus der anderen nur einer. — Die beiden vorderen Äste stellen die Rami tectorum opticorum dar (Abb. 3, 6), verlaufen im Bogen zur Seite und legen sich von vorn nach hinten an die innere Oberfläche des Tectum opticum an. Verzweigungen rostrad, caudad und dorsad ermöglichen die radiär angelegte Blutversorgung des gesamten Mittelhirndaches. — Die beiden hinteren Äste, die Rami tororum semicircularum, ziehen latero-caudad, ebenfalls am Boden des Mittelhirn-

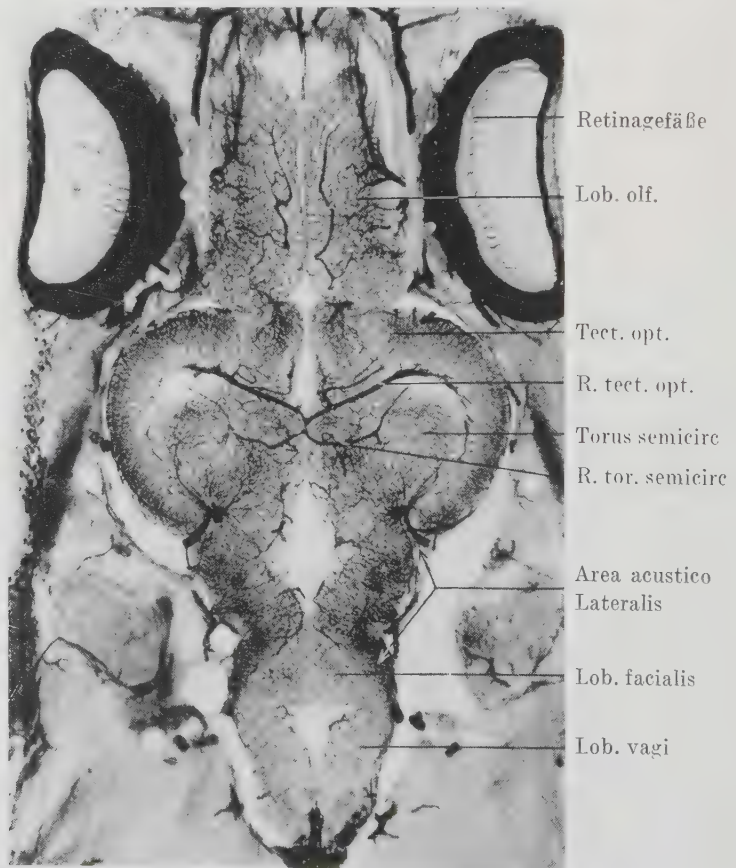


Abb. 6. *Phoxinus*, Gefäßversorgung des Gehirns. (Horizontale Übersicht, 200 μ .)

ventrikels entlang und verzweigen sich endgültig in den *Tori semicirculares*, von deren dorsaler Oberfläche her, und in der *Valvula cerebelli*, von ventral her (Abb. 6).

Die hinteren Gabeläste der *Aa. cer. post.* (*Rami communicantes cum A. basilaris* ROORE) laufen ventro-caudad und verschmelzen zur *A. basilaris* (Abb. 1, 3) in der Medianlinie oberhalb der Stelle, an der *Lobi laterales* nicht mehr mit der darüber liegenden Gehirnmasse (etwa Grenze zwischen Mittelhirn und *Medulla oblongata*) verbunden sind, sondern frei caudad ausladen.

Noch innerhalb des Mittelhirns gehen von jenen beiden hinteren Ästen der *Aa. cer. post.* zwei kleine *Rami meso-metencephali* (Abb. 3) senkrecht nach oben ab: sie sind nicht immer gleich stark ausgeprägt und enden dementsprechend entweder schon am hinteren Rand der *Tori semicirculares* bzw. der *Eminentia medialis*, oder sie ziehen über die Verwachsungszone mit dem Kleinhirn direkt in die *Valvula cerebelli* selbst. — In einigen Fällen sieht man von derselben Stelle zwei kleine bis kleinste Gefäße ventrad abzweigen zum *Recessus lobi medii*.

Die unpaare *A. basilaris* verläuft an der medianen unteren Oberfläche des Rhombencephalon nach hinten und entläßt auf ihrem Weg mehrere Gefäße senkrecht nach oben, die *Aa. rhombencephali centrales* (KRZANOWSKA) (Abb. 1, 3). Die erste dieser Arterien versorgt mit ihren caudalen Ästen die *Area acustica* mit einem dichten Kapillarnetz und geht bis in den *Lobus facialis*; ihr Hauptzweig aber zieht beidseitig nach oben und dringt schließlich von ventral in das *Corpus cerebelli* ein, um sich dort von vorn nach hinten und von innen nach außen gleichmäßig zu verzweigen. Dieser *Ramus cerebellaris arteriae rhombencephali* ist auch dort vorhanden, wo eine *A. cerebelli* (Abb. 3) die Hauptversorgung übernommen hat.

Etwas weiter caudad werden von der Basilararterie die beiden *Aa. auditivae* (Abb. 1, 3) abgegeben: meist in annähernd rechtem Winkel gehen sie auf der ventralen Oberfläche der *Medulla* nach rechts und links ab und verteilen sich im Gehörgang (*Sacculus*) und den Ampullen der Bogengänge. Sie wurden jedoch nicht im einzelnen verfolgt.

Die Anzahl der weiteren gesamten *Aa. rhombenc. centr.* ist sehr variabel. Bei *Phoxinus* sind es etwa 4—8, meist kleineren Kalibers, die sich im Boden und den Seitenwänden der *Medulla* von innen nach außen verzweigen. Eine von ihnen ist gewöhnlich stärker und übernimmt ganz oder teilweise die Versorgung des *Lobus facialis*: die caudalste läßt weit nach hinten aus, in das Rückenmark hinein.

Die *A. basil.* selbst löst sich etwa am caudalen Ende der *Medulla* in schlingenreichen Windungen auf, die sich am Anfang der Wirbelsäule und seitlich davon verteilen. Die Durchblutung des Rückenmarks wird von da ab von den *Rami spinales* übernommen.

Venen (Abb. 7). Die *Vena cerebri anterior* entsteht paarig an beiden Seiten des *Plexus chorioideus anterior*, der seinerseits mit dem Gefäßnetz des *Saccus dor-*

salis zusammenhängt; sie geht am hinteren Rand des Vorderhirns laterad und mündet in die V. nasalis zwischen Vorderhirn und Orbita. Ziemlich an ihrem Ursprung empfängt sie noch einen Ast, der von den Bulbi olfactorii stammt und erst ventral, dann lateral des Telencephalon nach oben zieht; außerdem geht von ihr ein starker Ast caudo-mediad, der an der dorsalen Oberfläche bleibt. Dieser anastomosiert früher oder später mit der Gegenseite, verlängert sich in der Meninx unpaar nach hinten und stellt so die dorsale Verbindung mit der V. cer. post. her (V. longitudinalis LÜDICE 1939). — Der Plexus chor. ant. erhält noch Zufluß von vorn durch eine Vene, die dorsal in der Medianlinie Blut von den Bulbi olf. bringt; sie ist meist aufgespalten in mehrere parallele Venen, die zum Teil dem Gehirn anliegen und zum Teil in der Meninx verlaufen (Abb. 7).

Ventral des Gehirns sind die Venae hypophyseales zu erwähnen, die von beiden Seiten der Hypophyse rostro-laterad ziehen und direkt in die V. orbitalis münden.

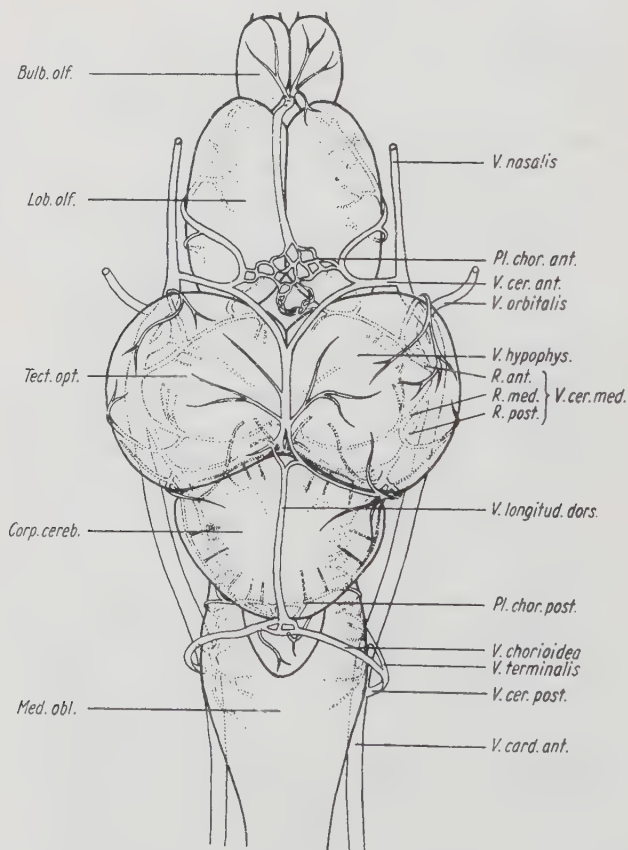


Abb. 7. *Phoxinus*, Gehirnvenen. (Halbschematisch, von dorsal.)

Es ist individuell verschieden, ob die drei Rami der V. cer. med. gemeinsam oder getrennt (meist letzteres) der V. cardinalis ant. zufließen. — Der Ramus ant. setzt sich aus drei oberflächlichen Ästen zusammen: einer kommt aus der Gegend des Chiasmas und des Recessus praeropticus von ventral; er vereinigt sich mit einem weiteren Ast aus der Habenularregion; beide ziehen ventro-caudad zur Cardinalvene und nehmen vorher noch einen dritten Ast von der vorderen unteren Hälfte des Tectum opticum auf.

Der Ramus medius sammelt das Blut im Gebiet rostral der A. cer. post., im Inneren des Zwischenhirns; parallel mit dieser Arterie zieht der Venenast von innen nach außen, erhält noch Zufluß von den unteren seitlichen Partien des Mittelhirndaches und erreicht die Cardinalvene unterhalb des Tectum, zwischen den Lobi inferiores und dem Ganglion V—VII.

Gleichzeitig oder caudal des Ramus med. mündet der Ramus post. ein. Dieser wird von zahlreichen Ästen gebildet, die von den ventralen Flächen der Lobi inf. stammen, von den ventralen und lateralen Oberflächen der angrenzenden Medulla oblongata, vom Entstehungsgebiet der A. basilaris, vom Ganglion V—VII, vom Labyrinth. Außerdem kommt noch eine wichtige Vene von dorsal hinzu: am unteren Rand des Tectum nimmt sie einen internen Ast auf, der in der longitudinalen Furche der Valvula cerebelli beginnt und unter Aufnahme von venösen (abführenden, unverzweigten) Kapillaren seitlich zwischen Tori semicirculares und Tectum ventrad zieht. (Diese Vene liegt teilweise der A. cerebelli so nahe an, daß die beiden schwer auseinanderzuhalten sind.) Der Hauptanteil aber dieser dorsalen Vene verläuft außen in der Grenzfurche zwischen Mes- und Metencephalon; er sammelt die Oberflächengefäße des caudo-dorsalen Mittelhirndaches, des Kleinhirns und der Crista cerebellaris und kann über dem rostralen Rand des Corpus cerebelli mehr oder weniger großlumig in direkte Verbindung treten mit dem von vorn kommenden und nach hinten sich fortsetzenden Venenstamm der V. cer. post.

Diese beginnt ja sozusagen schon mit der Anastomose der Vv. cer. ant. caudal des Plexus chor. ant., verläuft in der Meninx in der dorsalen Mittellinie nach hinten, gabelt sich auf, um die eben besprochenen Venenäste von den Seiten und außerdem zwei Venen von ventral, von der unter dem Tectum gelegenen Oberfläche der Valvula cerebelli, aufzunehmen und zieht wieder als unpaares medianes Gefäß am Kleinhirn entlang nach hinten. Wo dessen unterer Rand fast den Lobus facialis berührt, treten noch weitere laterale Venen vom Kleinhirn und eventuell von der Medulla hinzu. Ein Plexus chor. post. ist nicht stark ausgebildet; die V. cer. post. (V. chorioidealis KRZANOWSKA) spaltet sich auf und verläuft paarig hinter den am Gehirn anliegenden Bogengängen nach unten, empfängt noch weitere Venen von den Seiten der Medulla oblongata (Vv. terminales KRZANOWSKA?) und mündet endlich in die V. card. ant. ein.

b) *Nemachilus barbatulus* GTHR.

Arterien. Im allgemeinen wird in der Literatur angegeben, daß die Cobitiden im adulten Zustand keine Pseudobranchie besitzen (RAUTHER 1940, LEINER 1937, KRÝZANOVSKI 1934). Schon beim Präparieren von Bartgrundeln und auch in den meisten Cedukolschnitten injizierter Köpfe fiel mir jedoch ein Gefäß auf, das nach Lage und Verlauf ganz der A. pseud. eff. der Elritzen entspricht. An Hand von Paraffinschnitten konnte ich das Vorhandensein von Pseudobranchien nachweisen (Abb. 8). Da eine eingehende Untersuchung der Gefäßversorgung und des histologischen Aufbaues der Spirakulärkieme bei *Nemachilus* nicht im Rahmen dieser Arbeit liegt, soll eine genaue Typenbestimmung und histologische Beschreibung einer eigenen Veröffentlichung vorbehalten bleiben.

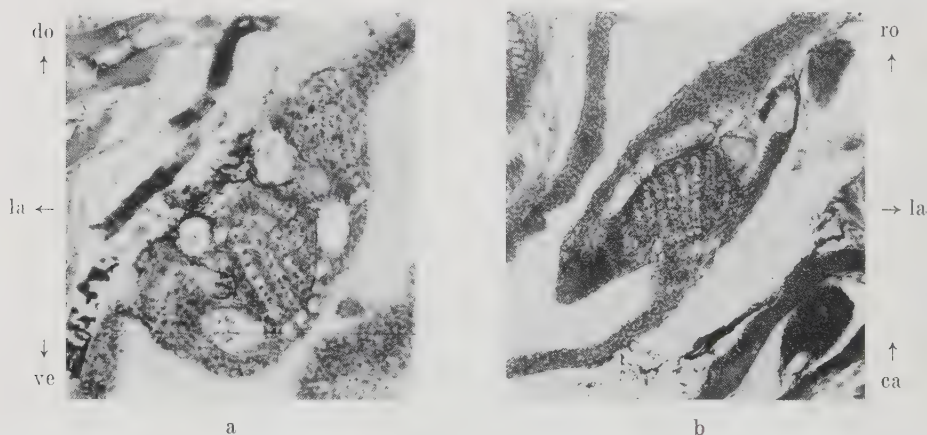


Abb. 8. *Nemachilus*, Pseudobranchie. (Paraffinschnitte, 10–15 μ , HE-Färbung.) a transversal (linke Seite); b horizontal (rechte Seite).

Vorläufig sei nur festgestellt:

a) bei mindestens der Hälfte der untersuchten Exemplare sind eindeutig Pseudobranchien vorhanden, wenn auch verhältnismäßig klein und unscheinbar;

b) sie wären als bedeckte Kiemen wahrscheinlich denjenigen von *Phoxinus* gleichzusetzen (GRANEL 1923, RAUTHER 1940);

c) die A. pseud. eff. ist, wo sie auftritt, niemals mit derjenigen der Gegenseite verbunden und setzt sich ebensowenig als A. ophthalmica fort: entweder verschwindet das sowieso schwache (und meist leer erscheinende) Gefäß im medianen Rand des Musculus adductor mandibulae bzw. in der Rachenschleimhaut, oder es mündet in die A. cer. ant., und schließt sich somit dem Carotidensystem an;

d) bei der Bartgrundel fehlt eine sogenannte „Chorioidealdrüse“ (Corpus chorioideale LEINER) am Auge, was im allgemeinen mit der Abwesenheit der Pseudobranchie und daher der A. ophthalmica in Verbindung gebracht wird (KRÝZANOVSKI 1934, LEINER 1937, RAUTHER 1940).

Eine direkte Anastomose zur Schließung des Circulus cephalicus wird von den Aa. car. int. meist nicht gebildet (Abb. 9). Woher das stark verschlungene, vor der Hypophyse zwischen den Carotiden quer verlaufende Gefäßgeflecht gespeist wird, konnte ich nicht eindeutig feststellen, da bei der Bartgrundel die Rachenschleimhaut stark durchblutet ist und nach Injektionen ganz schwarz aussieht.

Die Aa. carotides internae ziehen an der ventralen Oberfläche des Musc. adductor mand. schräg rostrad und dringen vor der Hypophyse an beiden Seiten in den Schädel ein. Dort werden als erste die Aa. orbito-nasales abgegeben, welche am medianen Rand der Orbitae entlang zum Ursprung der Musc. obliqui laufen, letztere mit einigen Ästen versorgen und anschließend in der Nasenkapsel enden (Abb. 9).

Bald darauf, ventro-lateral des Lobus medius hypothalami, spalten sich die Aa. car. int. auf: die Aa. cerebri posteriores wenden sich caudad um die Lobi inferiores; die Aa. cerebri anteriores legen sich nach vorn über die Nervi optici und biegen danach sofort senkrecht zur Medianlinie hin um, wo sich die linke und rechte vordere Hirnarterie knapp vor dem Chiasma opticum vereinigen. Noch caudal der Sehnerven entspringen aus diesem Bogen die Aa. opticae, die gleich mit zum Auge ziehen (Ge-

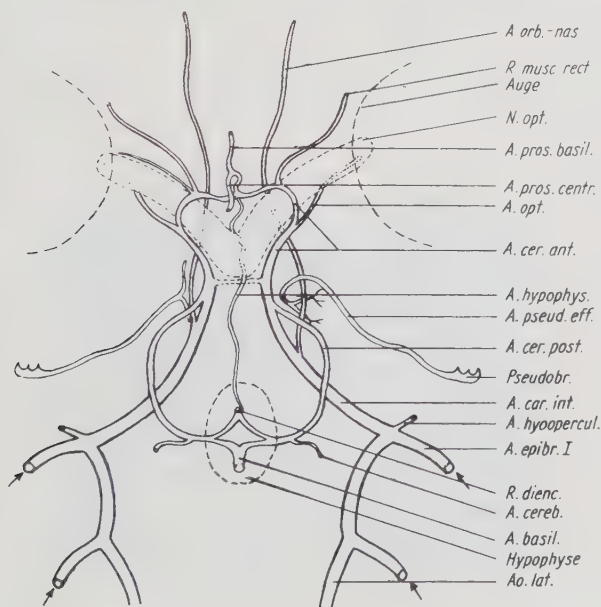


Abb. 9. *Nemachilus*, Carotiden. (Halbschematisch, von dorsal.)

fäßversorgung der Retina wie bei *Phoxinus*, Abb. 2a); rostral von ihnen geht jeweils noch ein kleineres Gefäß ab, ein Ramus musculi recti, der den Musc. rect. ant. bulbi versorgt.

In großen Zügen ist die Verteilung der Gehirngefäße von den Aa. cerebri anteriores aus die gleiche wie bei *Phoxinus*. Die unpaare A. prosencephali basilaris verzweigt sich von ventral her in die Bulbi olfactorii; die A. pros. centr. versorgt das Telencephalon, und die A. hypophysealis zieht an der ventralen Medianlinie entlang caudad, entläßt einen Zweig in das Diencephalon und endet in der Hypophyse. Die kleine arterielle Netzbildung zwischen Chiasma und Recessus praenopticus ist auch hier vorhanden (Abb. 10). Der Ursprung der Gefäße, die die Nervi optici selbst versorgen, ist undeutlich und verschieden: zum Teil scheinen sie von der Hypophysenarterie auszugehen, zum anderen Teil schon von der A. cer. ant. abzuzweigen. — Bei der Bartgrundel fehlen im Gegensatz zur Elritze jegliche oberflächlich verlaufende Äste (A. epithalami) von der vorderen Hirnarterie zur Habenula oder dem dorsalen Plexus chor. ant.

Die Aa. cerebri posteriores legen sich seitlich nach oben an die Lobi inferiores an, dringen an deren hinterem Ende in das Innere ein und gabeln sich wie bei *Phoxinus* in der Mitte auf.

Eine A. cerebelli wird stets von der A. cer. post. caudo-dorsad abgezweigt, jedoch ist ihr Kaliber und ihr Endversorgungsgebiet nicht immer dasselbe. Sie verläuft an der Grenze zwischen Tectum opt. und Rhombencephalon nach oben zum Kleinhirn; zwischen Corpus und Valvula, hinter den Tori semicirculares, biegt sie in der Regel scharf nach hinten ab und übernimmt die Durchblutung des Corpus cerebelli, jeweils von den Seiten vorn zur Mitte hinten sich verästelnd. Es kommt aber häufig vor, daß eine A. cerebelli (bei zwei Exemplaren sogar beide) nur schwach

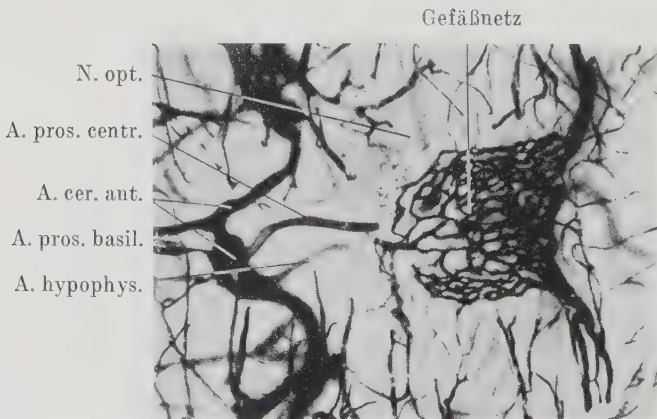


Abb. 10. *Nemachilus*, arterielles Gefäßnetz oberhalb des Chiasma opticum. (Horizontal, 200 μ , rostral links.)

ausgebildet ist und sich noch unterhalb der Valvula erschöpft oder (wie bei der Elritze) sich von dorsal her in die lateralen Falten der Valvula verzweigt. — In solchen Fällen geht ein Ast der A. rhombencephali (s. unten) dorsad in das Kleinhirn; bei den zwei oben erwähnten Fällen fand ich sogar einen Zweig, der von der A. mesencephali aus horizontal unter der Valvula durch caudad zieht und von dort senkrecht nach oben in das Corpus cerebelli.

Die Gabelung der Aa. cer. post. entspricht ganz derjenigen von *Phoxinus*. Beide Schenkel nach vorn und hinten vereinigen sich direkt mit denen der Gegenseite, ohne vorherige Abgabe von kleineren Gefäßen. — Von der Anastomose gehen aus:

a) der Ramus diencephali, der horizontal nach vorn zieht. Als erste werden von ihr nach unten abgegeben: α) die Rami loborum laterantium, die den entsprechenden Teil des Hypothalamus versorgen; kleinere Äste davon konzentrieren sich auch am Ependym um die Recessi lobii medii; β) weiter vorn verzweigt sich der Ramus diene., individuell verschieden stark, im ganzen Zwischenhirngebiet, auf beiden Seiten des Ventrikels: nach oben zur Habenularregion, nach vorn bis zum Telencephalon (in zwei Fällen sogar bis in die rechte Hemisphäre hinein, wo er die A. pros. centr. vertritt) und nach ventral zwischen die Tracti optici;

b) die unpaare A. mesencephali richtet sich senkrecht dorsad zum Mittelhirnboden, wo sie sich, nicht immer ganz regelmäßig, in die zwei hinteren Rami tororum semicircularum und die vorderen Rami tectorum opticorum aufteilt. In den Fällen, in denen die Äste des Ramus diene. nicht ganz bis zum Ganglion habenulae reichen, werden kleinere Gefäße von der Mittelhirnarterie dorthin geschickt. Jeder Ramus tecti optici zieht unter der Valvula durch nach latero-rostral, bis er zu der von dem mächtigen rostralen Kleinhirnabschnitt auseinandergedrängten Hälfte des Mittelhirndaches gelangt, in die er von innen nach außen seine Kapillaren entläßt. Die hinteren Rami versorgen nicht nur die beiden lateral liegenden Tori semicirc., sondern außerdem noch die Valvula von deren ventraler Oberfläche her.

Durch die Vereinigung der caudalen Gabeläste der Aa. cer. post. an der Berührungsstelle der beiden Lobi laterales hinter dem Lobus medius wird die A. basilaris gebildet (Abb. 9): ihre Lage und ihr Verlauf entlang der ventralen Medianlinie des Rhombencephalon stimmen mit den bei *Phoxinus* beschriebenen überein.

Die erste A. rhombencephali geht ebenfalls senkrecht nach oben; aber nur bei einem einzigen Exemplar (Abb. 11) bilden ihre dorsalsten Verzweigungen beiderseits die Hauptversorgungsgefäße des Corpus cerebelli; in manchen Fällen kommt eine asymmetrische Gefäßverteilung im Kleinhirn vor, indem nur dessen rechte oder linke Hälfte von einem Ausläufer dieser A. rhombenc. (die andere Hälfte von der A. cereb. bzw. A. mesenc.) durchblutet wird. Meist breiten sich ihre starken Verzweigungen im Myelencephalon aus. Vom Boden der Fossa rhomboidea aus gehen sie nach unten in die Medulla, unter der dicken viscerosensiblen Wurzel des N. facialis (VII) nach

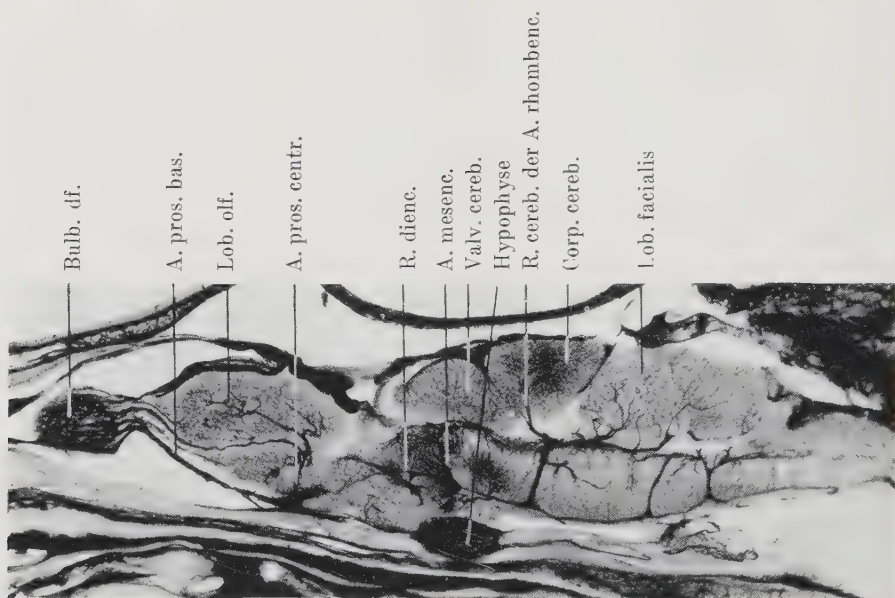


Abb. 11. *Nemachilus*, arterielle Blutgefäßversorgung des Gehirns. (Medianer Sagittalschnitt, 400 μ .)

hinten bis zum Lobus facialis und nach latero-dorsal in die Area acustica; nach vorn nehmen sie Kontakt auf mit dem von der A. mesenc. centr. versorgten Mittelhirngebiet.

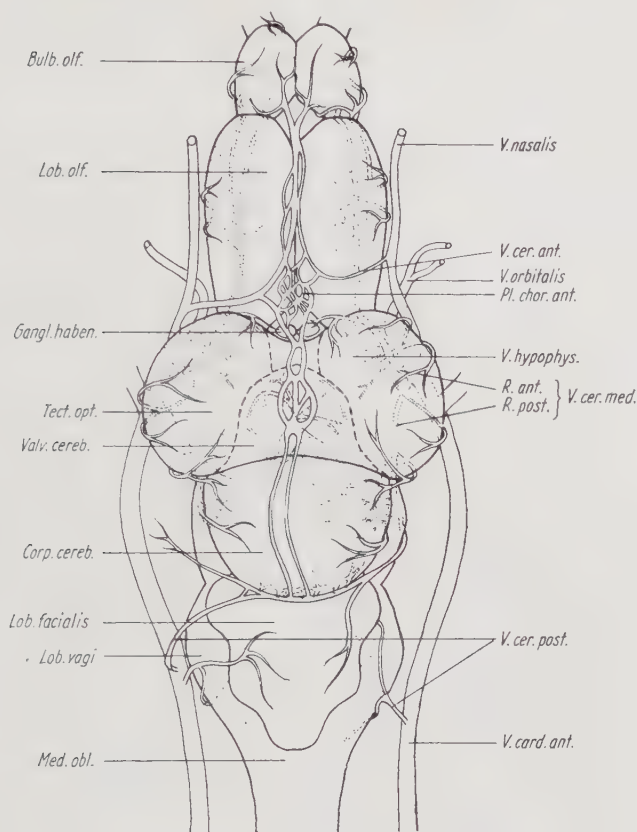
Die Abgangsstellen der beiden Aa. auditivae von der A. basil. sind manchmal in der Längsrichtung etwas gegeneinander verschoben, doch verteilen sie sich hier ebenfalls am Gehörorgan.

Die weiteren Aa. rhombenc. centr. sind nicht so zahlreich wie bei *Phoxinus* (3—5); die 1—2 Arterien, die in dem mächtigen Lobus facialis und den Lobi vagi enden, haben ein relativ großes Kaliber und Verteilungsgebiet.

Am Übergang von der Medulla in das Rückenmark löst sich die A. basilaris nach den Seiten auf.

Venen (Abb. 12). Im großen und ganzen ist das Venensystem der Bartgrundel dem der Elritze sehr ähnlich.

Von den Bulbi olfactorii ziehen dorsal über der Medianlinie mehrere miteinander anastomosierende Längsgefäße caudad bis zum Plexus chor. ant. An dessen Seiten wird das venöse Blut in den Venae cerebri ant. gesammelt, die am hinteren Rand des Telencephalon laterad ziehen und in die V. nasalis münden. Durch ein oder mehrere dorsale Längsgefäße steht der Plexus chor. ant. mit den caudalen Venenstämmen in Verbindung.

Abb. 12. *Nemachilus*, Gehirnvenen. (Halbschematisch, von dorsal.)

Auch bei *Nemachilus* münden die beiden Vv. hypophyseales, von den seitlichen Rändern der Hypophyse kommend, in die Vv. orbitales, dicht an deren Eintrittsstelle in die V. card. ant.

Die V. cerebri media besteht nur aus zwei Rami: der Ramus medius schließt sich dem R. post. an, der wiederum entweder gemeinsam oder hinter dem R. ant. der V. card. ant. zufließt (Abb. 12).

Der R. ant. entsteht vorn an den Bulbi olf., zieht seitlich am Vorderhirn entlang nach rückwärts. An der Grenze zwischen Tel- und Diencephalon (bei den Tracti optici) nimmt er einen Ast auf, der die Oberflächenvenen des vorderen Tectum opticum sammelt. Während seines Verlaufes am ventralen vorderen Rand des Tectum fließen noch mehrere Venenäste und Kapillaren von den lateralen Partien des Mittelhirns zu, bevor er sich dem R. post. oder direkt der V. card. ant. anschließt.

Der Ramus post. bildet sich dicht vor dem Austritt des Nervus trigemino-facialis aus mehreren Teilästen. Zwei davon übernehmen das Verbreitungsgebiet des R. me-

dius: sie verlaufen von innen und unten im Bogen entlang des hinteren Randes der Lobi inferiores und sammeln das Blut rostral und caudal der Aa. cer. post. Andere Zweige stammen von der ventralen Seite der Lobi inf. und von den ventralen und lateralen Regionen des Myelencephalon. Der letzte wichtige Ast kommt von der äußeren Grenze zwischen Mes- und Rhombencephalon und bringt venöses Blut von der longitudinalen Furche der Valvula cerebelli und von der Oberfläche des Corpus cerebelli, der hinteren Tectumgebiete und des lateralen Rhombencephalon.

Die V. cer. post. beginnt auch bei *Nemachilus* mit den kleineren dorsalen Längsgefäßen am Plexus chor. ant.; sie verzweigt sich und anastomosiert wieder im Bereich der Tela mesencephalica zwischen den auseinandergedrängten Lobi optici, empfängt Venen von der Spitze der Valvula und gabelt sich hinter dem Corpus cerebelli latero-ventrad auf. Von den seitlichen Flächen des Kleinhirns und der Medulla und vom Lobus facialis kommen Venen im Plexus chor. post. zusammen, dessen Blut hinter und unterhalb des Corpus cerebelli in die V. cer. post. fließt. Nach der Aufnahme von weiteren seitlichen Ästen von der Medulla und dem Gehörorgan mündet die V. cer. post. in die vordere Cardinalvene.

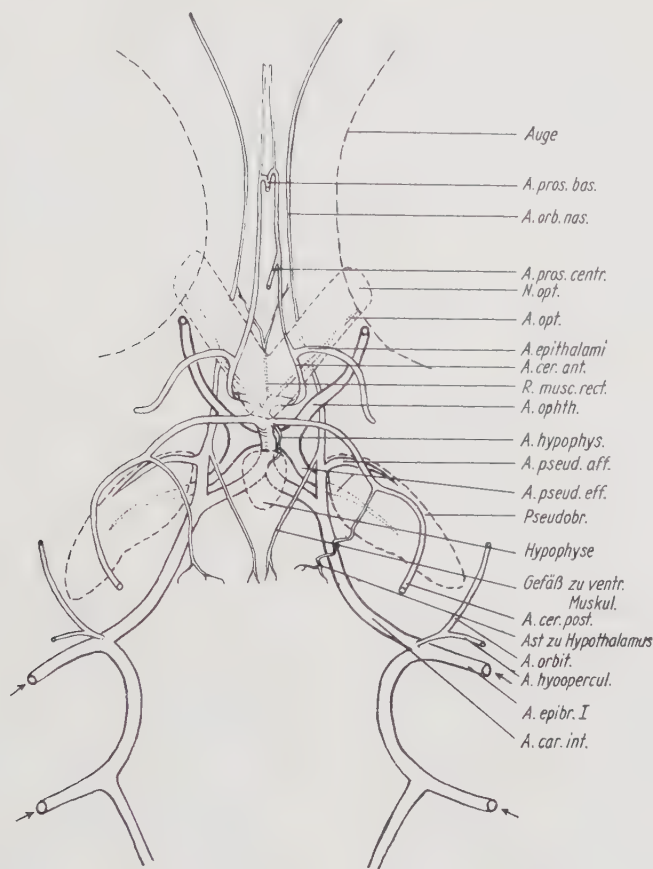
Die venösen Gefäße des Ganglion V—VII münden direkt in die dicht daneben verlaufende V. card. ant.

c) *Esox lucius* L.

Arterien (Abb. 13). Die A. hyoidea und A. orbitalis (A. trigeminalis KRŤZANOVSKI) haben einen gemeinsamen Ursprung an der Mündungsstelle der A. epibr. I in die Aortae laterales. Von dort ziehen die Aa. carotides internae weiter zur Mitte und vorn; auf der Höhe des Innenrandes der Pseudobranchien entspringen aus ihnen mehrere Arterienzweige, entweder gleichzeitig oder direkt nacheinander: die A. pseud. aff., die A. orbito-nasalis und ein Ast nach rückwärts in die Muskulatur, die medio-ventral dem Schädel anliegt.

Der Hecht hat wohl ausgebildete „bedeckte“ Pseudobranchien (GRANEL 1923, KRŤZANOVSKI 1934), deren Blutversorgungstypus von dem der Cyprinoiden abweicht: sie erhalten ihr arterielles Blut direkt aus der A. car. int., durch die A. pseud. aff. (A. dorso-pseudobranchialis von KRŤZANOVSKI). Die abführenden Gefäße, Aa. pseud. eff., verlassen die spirakuläre Kieme an deren ventraler Fläche, stehen etwas weiter vorn durch ein Quergefäß in gegenseitiger Verbindung und ziehen sofort als starke Aa. ophthalmicae von ventral mit dem Nervus opticus laterad zum Corpus chorioideum des Auges (Abb. 13).

Die A. orbito-nasalis zieht, teilweise am N. oculomotorius anliegend, etwas medio-dorsad, dann zwischen den Orbitae am Parasphenoid entlang nach vorn bis in die Schnauzenspitze. Auf ihrem Weg entläßt sie Zweige in den Musc. rect. ant. und die Musc. obliqui des Auges und in die Nase.

Abb. 13. *Esox*, Carotiden. (Halbschematisch, von dorsal.)

Die Aa. carotides internae selbst biegen nach Abgabe dieser Gefäße scharf zur Mitte um, dringen durch eine gemeinsame Öffnung in den Schädel ein und fließen dicht hinter der anastomotischen Querbrücke der Aa. ophthalmicae zusammen. Der Circulus cephalicus ist also geschlossen, und die so entstehende unpaare A. encephalica (KRZANOWSKA: die Autorin schreibt jedoch, bei *Esox* sei der Circ. ceph. offen!) zieht vor der Hypophyse senkrecht dorsad. Es besteht weder eine direkte noch eine indirekte Verbindung (durch andere kleine Gefäße) zwischen dem Pseudobranchial- und dem Carotidensystem. (In einigen Injektionspräparaten sieht es zwar so aus, als gäbe es eine allgemeine Anastomose, doch die Paraffinschnittserien zeigen, daß die Gefäße nur sehr nahe aneinander liegen.)

Oberhalb der Hypophyse, die zapfenartig ausgebildet ist, teilt sich die A. encephalica gleichzeitig in die zwei hinteren und die zwei vorderen Gehirnarterien. Die

Aa. cer. post. ziehen sofort latero-dorsad ab, während die Aa. cer. ant. noch ein Stück weit parallel nebeneinander waagrecht nach vorn verlaufen, bevor auch sie scharf nach außen und oben umbiegen und sich nach vorn um das Chiasma opticum legen. — Bei *Esox* findet man nur einen Ramus musc. recti: er entspringt entweder schon direkt aus der A. encephalica oder aus einer der beiden Aa. cer. ant., an deren Umbiegestelle, und zieht in der Medianlinie bis zum Ansatz der beiden Musculi recti, in die er sich verteilt.

Noch unterhalb der Nervi optici entläßt jede A. cerebri anterior eine bei allen Exemplaren verhältnismäßig sehr unansehnliche A. optica (A. centralis retinae), die zwar ebenfalls ventral des Sehnerven mit zum Auge zieht, aber keine große Bedeutung hat: der Hecht besitzt keine „inneren Augengefäße“ außer im Processus falciformis (FRANZ 1913, KRAUSE 1923) (Abb. 2b); KRŹYANOVSKI (1934) stellte fest, daß der Hecht erblinde, wenn man die Blutzufuhr von der A. ophthalmica zum Auge unterbindet. (Dieser Befund bestätigt auch, daß keine Verbindung zwischen Carotiden- und Pseudobranchialsystem besteht.)

Die nächsten Gefäße, die von der vorderen Hirnarterie beiderseits oberhalb des Chiasmas nach lateral abgegeben werden, dürften wohl homolog sein den Aa. epithalami von *Phoxinus* (oder der beim Wels unpaaren A. epiphysealis KRZANOWSKA). Sie biegen nach den beiden Seiten ab und dann caudad, am hinteren Ende des Vorderhirns nach oben und zwischen Tel- und Mesencephalon an den seitlichen Rand des Saccus dorsalis. Ihr tatsächliches Endversorgungsgebiet konnte ich jedoch nicht sicher feststellen; in manchen Fällen scheinen sie ohne weitere Verzweigungen an der dorsalen oder sogar lateralen Meninx plötzlich zu enden, in anderen wiederum sieht es so aus, als seien sie an dem Plexus um Saccus dorsalis und Epiphyse beteiligt. Bei einigen Tieren endlich tragen diese Arterien mit je einem Ast nach innen zur Blutversorgung des Tel- und Diencephalon bei.

Die Aa. cer. ant. selbst (bei wenigen Exemplaren ist eine der beiden zu einem unbedeutenden Gefäß reduziert) verlaufen ventral des Vorderhirns weiter nach vorn; oft kann man einen kleinen Ast zu den Nervi optici verfolgen.

Von der rechten oder linken Seite wird eine Arterie caudad abgegeben, die sich teilt in ein Zufuhrgefäß zu dem kleinen arteriellen Netz oberhalb des Chiasma und die A. pros. centr., die vor der Commissura anterior sich in die zwei Hemisphären verzweigt. Die nach einer direkten oder indirekten Anastomose der Aa. cer. ant. entstandene unpaare A. pros. basil. kommt bis unter die (am Vorderhirn aufsitzenden) Bulbi olf.; dort biegt ein Teil von rostral in die Bulbi, der Rest begleitet die Nervi olfactorii zur Nase. Oft unterbleibt die Anastomose der vorderen Hirnarterien, die Aa. pros. basil. verlaufen paarig.

Entweder direkt vom Ursprung der vorderen und hinteren Gehirnarterien aus der A. encephalica oder von einer der Aa. cer. post. selbst sieht man ein kleines Ge-

fäß, die A. hypophysealis, an die ventrale Fläche des Lobus medius und zur Hypophyse ziehen. Manchmal geht von ihr ein Zweig in die Sehnerven ab.

Im Gegensatz zu *Phoxinus* werden die Lobi inferiores direkt von den Aa. cer. post. aus versorgt: kleine Gefäße spalten sich vorn vom Bogen der Aa. cer. post. ab, dringen in den Hypothalamus ein bis zu den Recessi laterales und verlaufen anschließend beidseitig in der gleichen Weise wie die Rami lorum lateralium der Elritzen im Inneren der Lobi latero-ventrad.

Nachdem die Aa. cerebri posterior noch je eine A. cerebelli caudo-dorsal abgegeben haben, dringen sie gemeinsam mit dem N. oculomotorius zwischen dem Mesencephalon und den Lobi inf. in letztere ein, spalten sich kurz vor der Medianlinie auf und anastomosieren jeweils mit der Gegenseite. Noch vor der Aufgabelung entlassen die stark ausgebildeten Aa. cer. post. winzige Kapillaren nach unten in den Hypothalamus; Einzelheiten sind an der Stelle der vorderen Anastomose schwer zu erkennen wegen der Dichte und Größe der Arterien und Venen (und daher Schwärze des Präparates). Einen eigentlichen Ramus diencephali gibt es bei *Esox* nicht, doch ich finde auch hier kleine Gefäßverdichtungen um die Recessi Lobi medii und caudal des Eingangs zu den Recessi der Lobi laterales.

Immer gelangt die Hauptmasse des arteriellen Blutes durch die A. mesencephali centr. nach dorsal in das Mittelhirn. Nach meist sehr kurzem unpaaren Verlauf teilt sie sich in die Rami tectorum opticom und die Rami tororum semicircularum. Bei sehr vielen Exemplaren (fast der Hälfte) werden letztere auch zur Versorgung des Tectum herangezogen, und für die Tori semicirc. bleiben nur oft unscheinbare Nebenzweige. Von jedem Ramus tecti optici aus laufen relativ große Äste nach vorn ventrad, die sich in das Gebiet des Thalamus verzweigen.

Die beiden Aa. cerebelli dringen am hinteren Rand des Tectum entlang nach innen bis zur oberen Grenze zwischen Corpus und Valvula cerebelli, caudal der Tori semicirculares. Dort spaltet sich jeweils ein Zweig ab, der auf der Oberfläche des Corpus cerebelli schräg nach hinten oben zieht und, ohne sich weiter in Kapillaren aufzulösen, am medio-caudalen Ende der Tecta optica sich mit dem Partner der Gegenseite verbindet und direkt dem Venensystem zufließt (arterio-venöser „Kurzschluß“). Die eigentlichen Aa. cerebelli machen einen Bogen von der Oberfläche des Kleinhirns nach unten in die Granularisschicht und versorgen das Corpus cerebelli als einzige Arterien von vorn nach hinten.

Bevor sich die caudalen Gabeläste der Aa. cer. post. nach ventral zur A. basilaris vereinigen, entlassen sie je ein kleines Gefäß nach dorsal: diese beiden Arterien, die Rami meso-metencephali, verästeln sich im caudalen Mittelhirnboden und enden in der (beim Hecht kleinen) Valvula cerebelli.

Der Verlauf der A. basilaris weist keine Abweichungen gegenüber dem bei anderen Fischen auf (Abb. 14). Die erste A. rhombene. centr. ist jedoch nicht so viel mächtiger als die übrigen und hat keinerlei Beziehung zum Kleinhirn; sie bildet

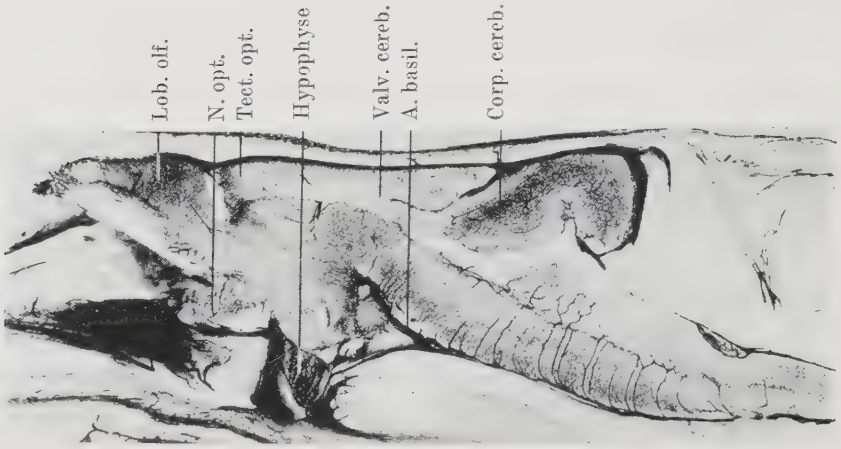


Abb. 14. *Esox*, arterielle Blutgefäßversorgung des Gehirns. (Medianer Sagittalschnitt, etwas schräg, 200 μ .)

nur ein außerordentlich dichtes Kapillarnetz in der Area acustica in der lateralen Wand der Fossa rhomboidea aus.

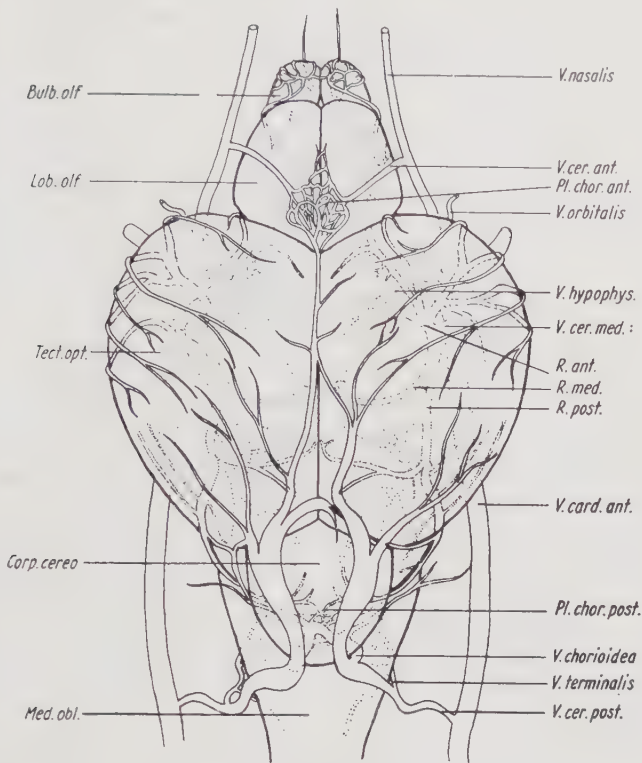
Alle weiteren Aa. rhombene. sind ebenfalls nicht stark, dafür um so zahlreicher (mindestens 10—15). Die A. basilaris erschöpft sich am Anfang der Wirbelsäule wie bei *Phoxinus* und *Nemachilus*.

Eine Besonderheit bieten noch die Aa. auditivae. Sie zweigen nach lateral von der Basilararterie ab, mehr oder weniger symmetrisch, doch während sie selbst weiter nach den Seiten ziehen und einesteils das Ganglion V—VII, anderenteils die beiden vorderen Labyrinthampullen und wohl auch den Sacculus mit einem auffallend gleichmäßigen Kapillarnetz versorgen, gibt es bei *Esox* noch zwei neue, oder jedenfalls stärker ausgeprägte Gefäße: von den Aa. auditivae aus ziehen sie parallel zur A. basilaris, am ventro-lateralen Rand der Medulla nach caudal bis zum hinteren Ende des Sacculus, biegen dann aufwärts und bilden um die caudal gelegene Ampulle des transversalen Bogenganges ein ebensolches Maschenwerk.

Venen (Abb. 15). Die Venae cer. ant. entstehen wie sonst am Plexus chor. ant., verlaufen an der Oberfläche des Telencephalon schräg nach vorn und münden in die V. nasalis. — Von rostral fließen keine dorsalen Venen dem Plexus zu, nach caudal aber wird durch ein oder mehrere kleine Längsgefäße die Verbindung mit der V. cer. post. hergestellt (Abb. 15).

Beide Vv. hypophyseales treffen auf die V. card. ant. an der Eintrittsstelle der V. orbitalis.

Etwas weiter caudal nimmt die vordere Cardinalvene ein venöses Gefäß vom Nervus trigemino-facialis und dem Gehörorgan auf und gleichzeitig die V. cer. med.

Abb. 15. *Esox*, Gehirnvenen. (Halbschematisch, von dorsal.)

Ihr Ramus ant. beginnt mit Kapillaren längs der Nervi olfactorii, umgibt die relativ kleinen Bulbi olf., sammelt das Blut von der ganzen Oberfläche der Vorderhirnhemisphären und zieht seitlich am Gehirn entlang nach hinten. Der nächste größere Venenast schließt sich an der Grenze zwischen Tel- und Diencephalon an und stammt aus dem Gebiet der Habenularganglien und des Thalamus.

Am unteren äußeren Rand des Tectum treten ansehnliche Venen hinzu, die mit ihren Kapillaren die ganze vordere Hälfte des Mittelhirndaches umspannen, von oben bis unten, und weitere Äste von der ventralen Region des Chiasma und Zwischenhirns.

Der Ramus medius entsteht im Gebiet rostral der A. cer. post. und legt sich parallel zu ihr zwischen die Lobi inferiores und den latero-ventralen Tectumrand, von dessen Außen- und Innenfläche er ebenfalls Venenäste aufnimmt.

Der Ramus post. hat ein äußerst umfassendes Sammelgebiet; sein stärkster Ast, der außen am hinteren Rand des Tectum opticum entlang verläuft, anastomosiert mit der Gegenseite in der dorsalen Medianlinie, an der Grenze zwischen Mes- und Metencephalon, und stellt somit eine Verbindung zur V. cer. post. her. Am caudalen

Ende der Lobi inferiores treffen die wichtigsten Zweige des Ramus post. zusammen: von der ventralen und medio-caudalen Fläche der Lobi inf., von der ventralen und lateralen Fläche der Medulla oblongata und der oben beschriebene ansehnliche latero-dorsale Ast. Dieser nimmt auf seinem ganzen Weg von vorn und hinten, also von der Oberfläche des Tectum opticum und von der Medulla, bzw. weiter vorn vom Cerebellum zufließende Venen auf. Außerdem bringt noch ein kleinerer Ast, der teilweise parallel mit der A. cerebelli (aber natürlich mit entgegengesetzt gerichtetem Blutstrom) verläuft, venöses Blut von dem Cavum cranii (FRANZ 1912) der Valvula cerebelli und von einer Menge innen zwischen Tectum und Tori semicirculares parallel verlaufender Venenkapillaren.

Die vorderste Vene, die zum Verbreitungsgebiet der V. cer. post. gehört, ist ein Gefäß (oder mehrere), das vom Plexus chor. ant. in der Medianlinie zwischen den Lobi optici caudad zieht. Es mündet, zusammen mit weiteren Oberflächenvenen des Tectum und mit einigen von innen von der Valvula cerebelli kommenden Ästen (zwei davon sind die direkten Abzweigungen der A. cerebelli) in den Anastomoseabschnitt der beiden Rami post. der V. cer. med. Von dort ziehen die paarigen Vv. cer. post. an beiden Seiten des Kleinhirns nach hinten. Unterhalb des nach ventral gebogenen Endes des Corpus cerebelli kommt jeweils eine kurze V. chorioidea hinzu, die aus dem Plexus chor. post. stammt; dieser liegt ausgespannt zwischen Myelencephalon und caudalem Cerebellumrand und in ihn münden Gefäße von den lateralen Flächen der Medulla.

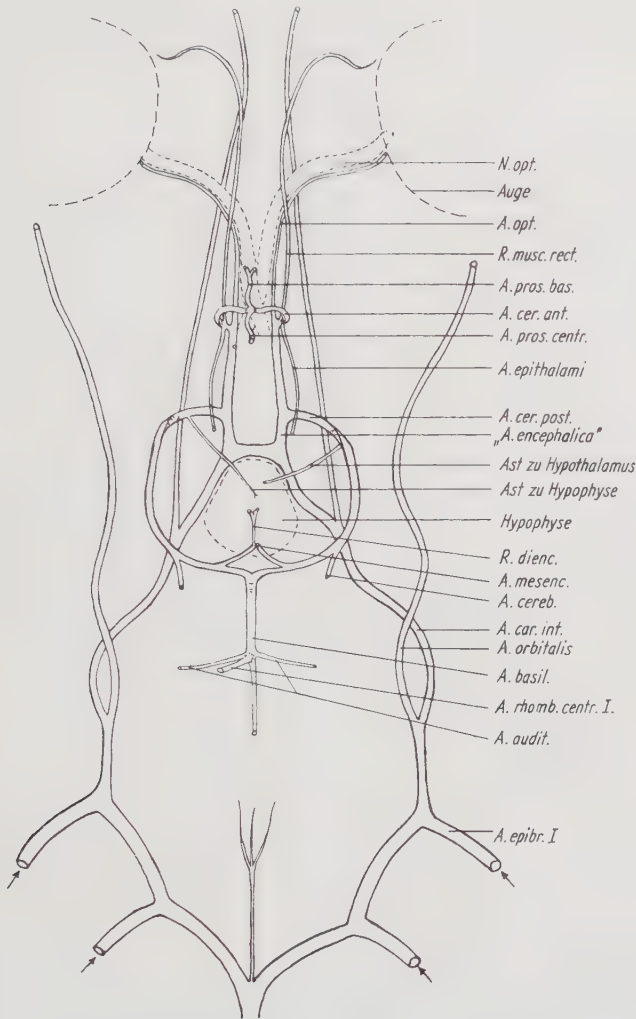
Unter Aufnahme von weiteren Venenästen aus dem Gebiet zwischen Medulla und Sacculus (Vv. terminales KRZANOWSKA) ziehen die Vv. cer. post. latero-caudad, teilweise am N. vagus entlang, und fließen endlich in die V. card. ant. —

d) *Anguilla anguilla* L.

Arterien (Abb. 16). Bei dem erwachsenen Aal kommt niemals eine Pseudo-branchie vor; es fehlen also dementsprechend auch die A. pseud. eff. und die A. ophthalmica.

Auf den ersten Blick scheint das Carotidensystem etwas anders als bei den übrigen untersuchten Fischen ausgebildet zu sein, doch prinzipiell stimmt der Gefäßverlauf mit dem Schema überein. Ein Grund dafür ist wohl darin zu suchen, daß der Schädel sehr langgezogen ist, Augen und Nase weit nach vorn gerückt sind und das Gehirn sowohl von diesen Sinnesorganen wie auch vom Kiemenkreislauf weiter entfernt liegt.

Von den beiden Aa. carotides internae werden noch caudal der Hypophyse die Aa. orbito-nasales abgespalten (Abb. 16). Sie laufen zwischen den Orbitae nach vorn und enden an der Nase; daß sie an die Musculi recti und obliqui des Auges Gefäße abgeben, ist wahrscheinlich, aber nicht sehr deutlich zu verfolgen. Der Circulus cephalicus ist immer geschlossen: die Anastomose der Aa. car. int. liegt vor der

Abb. 16. *Anguilla*, Carotiden. (Halbschematisch, von dorsal.)

Hypophyse, meist durch ein verbindendes Quergefäß, in einem Fall auch durch direkten Kontakt der Carotiden untereinander dargestellt. — Von dieser Stelle aus ziehen die Gefäße, die man als Aa. encephalicae bezeichnen könnte, paarig und parallel waagrecht nach vorn. Bald darauf gehen die Aa. cer. post. latero-dorsad ab, und die Aa. cer. ant. erst ein Stück weiter vorn. Von hier an ist die weitere Verlängerung der A. encephalica mit der A. optica zu homologisieren: sie schließt sich an die (relativ langen) Nervi optici an und zieht mit zum Auge. Dazu ist zu bemerken, daß die retinale Blutgefäßversorgung des Aales von der bei den Cyprinoiden abweicht,

insofern, als sich die Kapillaren nicht nur zwischen Retina und Glaskörper verteilen, sondern in allen Retinaschichten zu finden sind („Netzhautgefäße“, FRANZ 1913) (Abb. 2c).

Die *Aa. cerebri anteriores* verlassen die *A. encephalica* im rechten oder nach vorn spitzen Winkel, umgreifen nach dorsal die Sehnerven und schließen durch ihre Verbindung oberhalb des Chiasma opticum den Circulus Willisii vorn. Vor dieser Anastomose gehen aber noch zwei weitere Gefäße von der vorderen Hirnarterie ab. Das eine entspricht wohl dem Ramus muscul. recti bei anderen Fischen und ist das „peculiarly proceeding vessel“ von VIRCHOW (s. MOTT 1951): es zieht direkt nach vorn, parallel zur *A. optica*, bis letztere ventral von ihr zum Auge abbiegt, und endet am Augenbulbus von dessen rostraler Seite her; Zweige an die Musculi recti sind nicht deutlich zu erkennen. — In einem Exemplar, bei dem die *A. cer. ant.* nur auf der rechten Seite ausgebildet ist, werden diese Rami direkt an der (anatomisch nur durch die Abzweigungsstelle der *A. cer. ant.* gekennzeichneten) Grenze zwischen *A. encephalica* und *A. optica* in spitzem Winkel nach vorn abgespalten, zeigen aber sonst den gleichen Verlauf. — Das zweite Gefäß entspringt der *A. cer. ant.* meist auf derselben Höhe wie das erste, jedoch caudad gerichtet; es ist die *A. epithalami*, die in der Fissura endorhinalis unter dem Telencephalon durch und hinter diesem nach oben zieht; dort spaltet sie einen Ast in den Saccus dorsalis und Plexus chor. ant. ab und endet deutlich sichtbar in der Habenula.

Direkt aus der Anastomose der *Aa. cer. ant.* entstehen folgende Gefäße:

- a) ein kleiner Ast in den Hypothalamus; von hier aus
- b) ein Ästchen zu dem kleinen Gefäßnetz oberhalb des Chiasma opticum;
- c) die *A. pros. centr.*, welche median hinter der Commissura anterior zwischen die Vorderhirnhemisphären eindringt und sich beidseitig in den caudo-ventralen Regionen des Telencephalon verzweigt;
- d) die *A. pros. basil.*, die in der Medianlinie nach vorn zwischen Telencephalon und Bulbi olf. zieht, und letztere versorgt bis in die Nervi olfactorii hinein. Je ein Ast von ihnen geht noch auf den vorderen Teil des Lobus olf. über.

Nun zu den *Aa. cerebri posteriores*. Meist zieht von der rechten bzw. linken Arterie ein dünnes Gefäß direkt zur Hypophyse und weiter oben dann von der linken bzw. rechten Seite ein ebenso dünner Ast zum Lobus medius hypothalami. Gemeinsam mit dem *N. oculomotorius* verlaufen die *Aa. cer. post.* in einer Längsfurche der Lobi inferiores. Vor dem Einbiegen zur Diencephalonmitte werden beiderseits die *Aa. cerebelli* entlassen, die an der Grenze zwischen Mes- und Rhombencephalon schräg nach hinten oben verlaufen bis zur ventro-rostralen Basis des Corpus cerebelli. An die Valvula gehen nur in manchen Fällen einige kleine Ästchen; die Arterie selbst teilt sich in der Ebene der Granularisschicht auf und verzweigt sich im Corpus cerebelli von vorn nach hinten. Die *A. cerebelli* ist beim Aal das einzige

das Kleinhirn versorgende Gefäß; nur in einem Fall erschöpft sie sich an der rechten Seite schon an der Grenze zwischen Corpus und Valvula und wird dort von einem nach oben verlängerten Ast der ersten A. rhombencephali centr. ersetzt.

Die Aufspaltung der Aa. cer. post. in einen ventro-caudalen und rostralen Gabelast und die jeweilige Vereinigung der beiden Partner in der Medianlinie entspricht den schon anderweitig beschriebenen Verhältnissen. Noch vor der vorderen Anastomose entspringt in gleicher Häufigkeit nur vom rechten oder vom linken Gabelast ein dem Ramus diencephali von *Phoxinus* entsprechendes Gefäß waagrecht nach vorn (Abb. 17); er teilt sich vor allem in die beiden Rami loborum lateraliurn nach latero-ventral und bildet nur einige kleine Zweige nach vorn und seitlich aus. — In zwei Fällen stammt dieser Ramus diene. aber von der A. basilaris.

Aus dem kurzen Vereinigungsstück der beiden vorderen Gabeläste gehen die paarigen Aa. mesencephali centr. dorsad; ihre rostralen Ramitectorum opticorum übernehmen die Region hinter und über der Habenula und die beiden Tecta, die caudaleren Rami tororum semicircularum verzweigen sich entsprechend in diesem Mittelhirngebiet.

Beim Aal entspringen die Rami meso-metencephali direkt an der Aufgabelungsstelle der Aa. cer. post.; sie verlaufen medio-dorsad, verzweigen sich schon teilweise im caudalen Mittelhirnboden und enden in der Valvula.

Die Ausbildung der unpaaren A. basilaris schließt den Circulus Willisii hinten. Nahe an ihrem Ursprung gehen kleinere Gefäße von ihr nach ventral: zum Saccus vasculosus, und bei zwei Tieren eine deutliche Arterie in die Hypophyse. Bei denselben Tieren ist der vorhin erwähnte Fall eingetreten, daß der Ramus diencephali ebenfalls

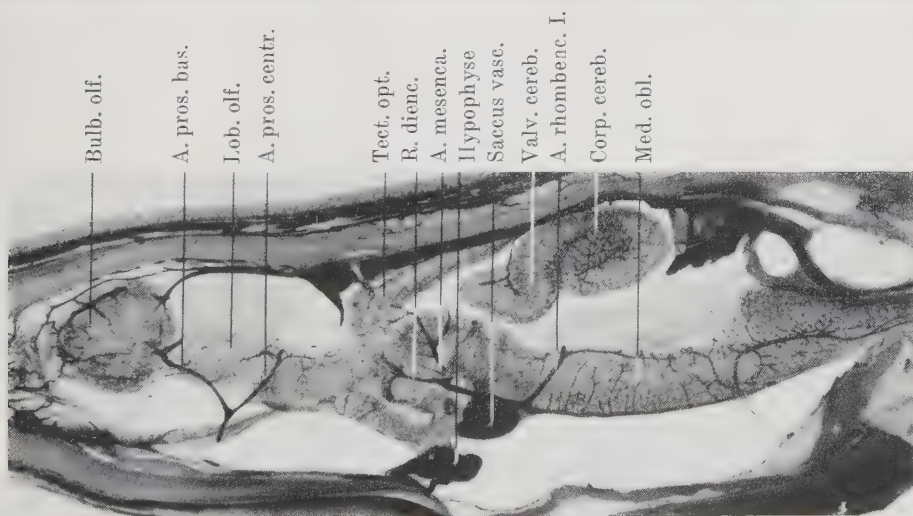


Abb. 17. *Anguilla*, arterielle Blutgefäßversorgung des Gehirns. (Medianer Sagittalschnitt, 200 μ .)

von der Basilararterie ausgeht; wie sonst, entläßt er die beiden Rami loborum lateraliurn nach ventral und einige kleine Zweige zu den Recessi lobi medii.

Caudal des Saccus vasculosus entspringt gleichzeitig mit den Aa. auditivae oder knapp davor die erste A. rhombenc. centr. dorsad, die aber bis auf die oben erwähnte Ausnahme keine Beziehungen zum Cerebellum aufnimmt. Sie verzweigt sich in den auffallend dicht vaskularisierten ventralen und lateralen Wänden der Fossa rhomboidea, vor allem in der akustischen Zone.

Die Aa. audit. gehen wie sonst in nahezu rechtem Winkel nach den Seiten. Bei den Aalpräparaten konnte ich sehr gut ihren Verlauf zum extracranialen Ganglion V—VII, zum Sacculus und den drei Bogengangampullen verfolgen.

Von der medio-ventral liegenden A. basilaris gehen noch viele unbedeutendere Aa. rhombenc. centr. senkrecht nach oben; nur die caudalste von ihnen ist wieder einigermaßen groß: sie versorgt die Lobi vagi, das hintere Ende der Fossa rhomboidea und sendet einen medianen Ast caudad in das Rückenmark hinein. Die A. basil. selbst spaltet sich am Beginn der Wirbelsäule in zwei Äste, von denen einer (der rechte oder linke) sich alsbald erschöpft und der andere dorsad zur Meninx oberhalb des Rückenmarkes und letzterem entlang caudad weiterzieht.

Venen (Abb. 18). Bedingt durch die in bezug auf Schädel und Gehirn nach vorn verschobene Lage von Augen und Nasengruben liegen beim Aal die vorderen Kopfvenen etwas anders: die V. orbitalis zieht median der relativ kleinen Augen caudolaterad, und die V. nasalis verläuft unterhalb der Orbitae nach hinten bis zu ihrer Vereinigung zur V. card. ant. Dementsprechend mündet die V. cer. ant. weder in die V. nasalis noch direkt in die V. card. ant., sondern sie schließt sich der V. cer. med. an (Abb. 18).

Die paarige V. hypophysealis dagegen fließt diesmal direkt in die V. card. ant.

Die V. cer. ant. verläuft zwischen Tel- und Diencephalon von dorsal nach ventrolateral und mündet in die V. cer. med. dicht vor dem Ganglion V—VII. Sie wird außer vom Plexus chor. ant. auch von dorsalen Längsvenen gespeist, die ihrerseits von den Nervi olfactorii aus über die Oberfläche der Bulbi und des Vorderhirns nach hinten ziehen. In ihrer ganzen Stärke ist die V. cer. ant. nach hinten verlängert, geht in die Meninx über, wo sie in der Mitte mit der Gegenseite anastomosiert und nach caudal die Verbindung zur V. cer. post. herstellt.

Bei der V. cer. med. kann man wiederum drei Rami unterscheiden, die alle zwischen dem Ganglion V/VII und den Lobi inferiores an der Oberfläche der letzteren zusammentreffen.

Der R. ant. beginnt im rostralen Teil des Telencephalon, mit Ästen aus den ventralen, lateralen und tiefer innen gelegenen Regionen des Riechhirnes und aus den Bulbi olf., läuft ventral entlang der Fissura endorhinalis unter den beim Aal

stark ausgeprägten Tubereuli taeniae (LISSNER 1923; Tubereuli caudales HALLER 1934) durch und am Zwischenhirn entlang wieder zum oberen Rand der Lobi inferiores.

Der R. med. besteht aus einem einzigen Gefäß, das ziemlich parallel mit der A. cer. post. liegt und seine Kapillaren aus dem Bereich rostral der Arterie bezieht. Ein weiterer Ast kommt seitlich von der Oberfläche des Tectum opticum.

Der R. post. übernimmt die ventralen Flächen der Lobi inf. und des Myelencephalon, die hinteren Partien des Mittelhirns und ein ziemlich großer Ast kommt von der Crista cerebellaris und vor allem von der kapillarreichen Area acustica. Dieser letzte Ast ist manchmal nach hinten oben verlängert und kommuniziert unterhalb des Cerebellum mit der V. cer. post.

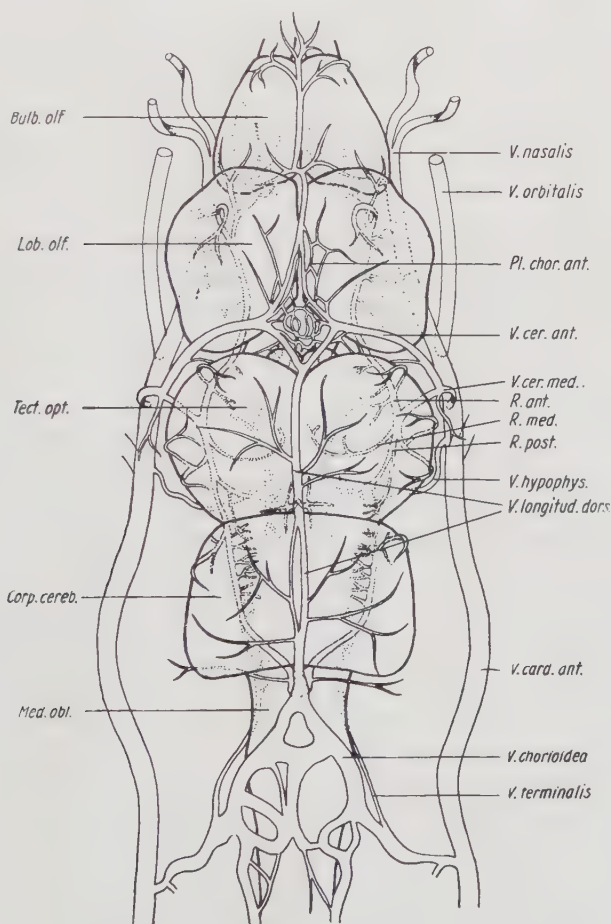


Abb. 18. *Anguilla*, Gehirnvenen. (Halbschematisch, von dorsal.)

Auf der Höhe der V. cer. ant. mündet noch eine kleine Vene in die V. cer. med., die vom Ganglion V—VII und dem Sacculus stammt.

Die V. cer. post. steht dorsal, wie schon erwähnt, mit der V. cer. ant. in Verbindung. Sie verläuft in der Medianlinie an der Meninx nach hinten, nimmt Venen von der Oberfläche des Tectum, von der Valvula und dem Corpus cerebelli auf und verzweigt sich erst weit hinter dem Kleinhirn. Von dort geht je ein Ast unter dem Cerebellum nach den Seiten: es ist derjenige, der oft direkt über die Medulla oblongata in den R. post. der V. cer. med. fließt. Der Rest der V. cer. post. bildet keinen eigentlichen Plexus aus, jedoch ein in seinen Einzelheiten sehr variables grobes Verzweigungssystem mit Querverbindungen. Von dort aus ziehen zwei Venen weiter nach hinten, rechts und links des Rückenmarks, während die Vv. cer. post. selbst mit dem N. vagus nach den Seiten ziehen und in die V. card. ant. münden.

2. Vergleichende Angioarchitektonik der einzelnen Gehirnabschnitte

a) Allgemeine Beobachtungen

Im folgenden werden die einzelnen Gehirnabschnitte bei den verschiedenen Fischen auf ihren Kapillarisierungsgrad hin untersucht und dabei eventuell auftretende Unterschiede der Gefäßintensität in den jeweiligen Kern- und Fasergebieten herausgestellt. Die Zugehörigkeit der von mir gewählten Fische zu den verschiedenen ökologischen Typen (LISSNER 1923, GEIGER 1956 usw.) und die damit verbundene unterschiedlich starke Entwicklung der jeweils mehr beanspruchten Hirngebiete ist eingangs schon besprochen worden. Beim Vergleich entsprechender Übersichtsbilder von injizierten Gehirnen der verschiedenen Fische fällt auf den ersten Blick auf, daß *Esox* durchschnittlich weitaus die größte Kapillardichte aufzuweisen hat. Dann folgen *Phoxinus* und *Nemachilus*; bei *Anguilla* sind die Gefäße am leichtesten zu übersehen, da sie fast überall nur grob verzweigt sind und kein so dichtes Kapillarnetz bilden. — Es bestehen wohl individuelle Schwankungen in der Injektionsvollständigkeit und der Kapillarausweitung, doch erscheinen die artlichen Unterschiede dadurch nicht verwischt oder überschritten.

Im allgemeinen verzweigen sich die größeren Arterien im Gehirn von der Mitte aus nach oben, seitlich und unten, und die Kapillaren sammeln sich zentrifugal nach außen zu den Venulae und Venae. Auf diese Weise zeigt jeder einzelne Hirnabschnitt ein charakteristisches Verteilungsbild der Kapillaren (wie auch schon KRZANOWSKA 1954 von GRODZINSKI zitiert): in den rundlich geformten Gebieten, z. B. den Lobi laterales und der Wölbung des Tectum opticum, verlaufen die Gefäße fast streng radiär; in der langgezogenen Medulla oblongata, deren Hauptarterie an der ventralen Oberfläche längs verläuft, verteilen sich die Kapillaren meist senkrecht dazu, laterad und dorsad (allerdings nur bis zum Beginn des Rückenmarks und außerhalb der in sich geschlossenen Gebiete von Lobus facialis und Lobi vagi).

Wo es nach Lage und Verlauf möglich ist, wird eine dichotome Verzweigung der Arterien bevorzugt, bei der der Blutdruck besser konstant erhalten werden kann als bei einer „monopodialen“ Verzweigung (SCHARRER 1944). Letzteres ist z. B. der Fall bei den von der A. basilaris nacheinander dorsad abgegebenen Aa. rhombencephali, deren Größe und Versorgungsgebiet auch stetig abnimmt (Ausnahmen: großkalibrige Arterien zum Lobus facialis), und zum Teil auch bei den Rami tectorum opticorum, die innen an der Tectumwand entlang laufen und von vorn nach hinten das Mittelhirndach versorgen (caudalwärts ist die Kapillardichte geringer).

Zur Unterscheidung von Arterien und Venen im Gehirn ist zu sagen, daß das von SCHARRER (1944, 1954) für Säuger angegebene Kriterium bei Fischen nicht anwendbar ist (wie er auch schon selbst andeutete): es besteht hier keine grundsätzliche Verschiedenheit im Abzweigungswinkel zwischen den Haupt- und Nebenästen der beiden Gefäßtypen. Man kann sie nur in ihrem Verlauf verfolgen und erkennen. Unterscheidung auf histologischem Weg dürfte nur mit ganz spezifischen Methoden zum Ziel führen und auch dann wahrscheinlich nur bei größeren Tieren oder nur bei den Hauptgefäßstämmen, die sowieso eindeutig bekannt sind; jedenfalls brachte diese Methode im Rahmen dieser Untersuchung kein Ergebnis.

b) Telencephalon

Der Ursprung und der Verlauf der Vorderhirnarterien ist bei allen von mir bearbeiteten Fischen prinzipiell derselbe und wurde schon beschrieben. Die unterschiedliche Dichte der Kapillarmaschen läßt keinen Schluß über einen eventuellen Zusammenhang zwischen Gefäßversorgung und biologischer Bedeutung des Riechhirnes zu. So weist z. B. das sehr kleine Telencephalon des Hechtes nicht nur die größte absolute Gefäßdichte von allen hier untersuchten Vorderhirnen auf, sondern es ist auch in bezug auf die übrigen Hirnteile von *Esox* relativ stark durchblutet (s. Abb. 14); dagegen ist das mächtig ausladende Vorderhirn des Aales nur von einem sehr groben weitmaschigen Gefäßnetz durchzogen (Abb. 40). Die beiden Cyprinoidenvorderhirne stehen zwischen diesen Extremen (Abb. 6, 19, 34).

Der arterielle Blutstrom in jeder Hemisphäre fließt von ventro-median nach vorn (besonders Cyprinoiden), oben und seitlich (*Anguilla*), also in jedem Fall von innen nach außen. ABBIE (1934) beschreibt bei *Acanthias* und *Rana* „the arterial supply . . . as a primitive network on the brain surface“; da ich weder Selachier noch Amphibien daraufhin untersucht habe, kann ich nicht feststellen, ob es bei letzteren auch eine arterielle Blutversorgung von innen her gibt, oder ob nur die Knochenfische von der allgemeinen Regel abweichen. — Die dem Ventrikel zugewandte mediane, dorsale und zum Teil dorso-laterale Ependymschicht wird von Kapillaren nicht durchbrochen; diese verlaufen nur innerhalb der nervösen Masse (Abb. 21a). Die Venen sammeln sich vor allem an der ventro-lateralen Oberfläche, bis hinauf zur (mehr oder weniger ausgeprägten) Fissura endorhinalis (Fovea limbica GOLD-

STEIN): dort setzt die dünne Pallialmembran an, die den Ventriculus impar dorsal abschließt. — Im allgemeinen ist zu bemerken, daß das arterielle Kapillarnetz in den dorsalen Regionen meist regellos dreidimensional angelegt ist und gröbere Maschen ausbildet, während die Gefäße in den ventro-rostralen Zonen gerichtet verlaufen, von median nach lateral und rostral, und die venösen Kapillaren oft gedrängt in mehr oder weniger paralleler Richtung zur nächsten oberflächlichen Sammelvene ziehen (Abb. 19a, 20b).

Bei der Homologisierung und Benennung der Vorderhirngebiete herrscht bei den einzelnen Autoren große Meinungsverschiedenheit (GOLDSTEIN 1905, EDINGER 1908, SHELDON 1912, HOLMGREN 1920, KAPPERS 1921, BURR 1928, BECCARI 1943). Von KAPPERS stammt z. B. das Schema: Septum (area praecommissuralis SHELDON): medio-ventral; Striatum: latero-ventral; Epistriatum (eventriertes Paläopallium): latero-dorsal. Nach EDINGER liegt ventro-lateral der Lobus olfactorius posterior

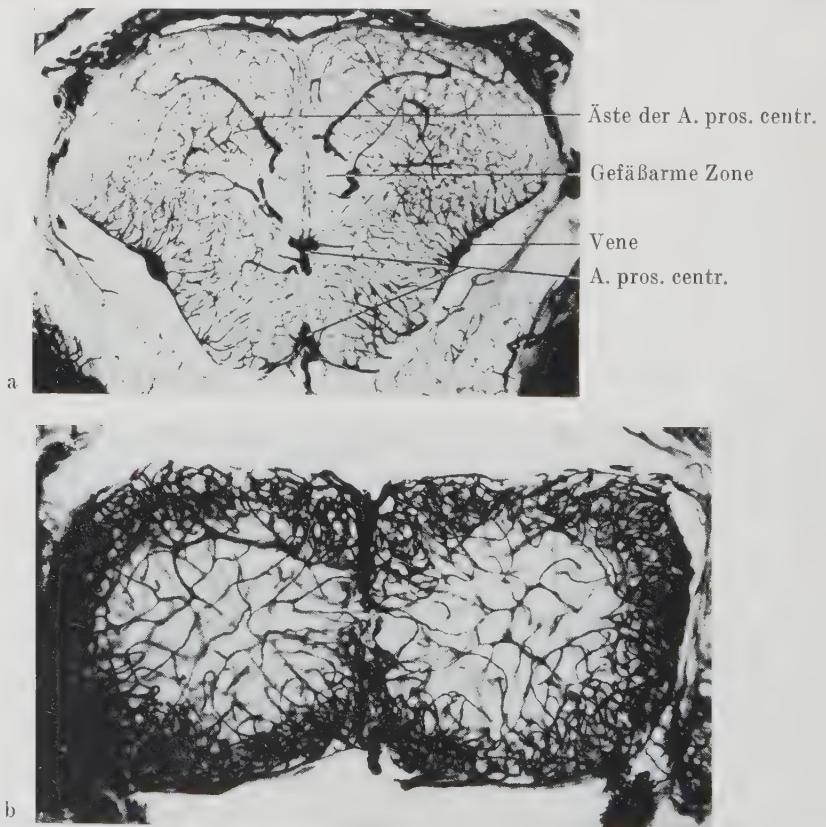


Abb. 19. *Phoxinus*, Gefäßversorgung im Telencephalon. a Lobi olfactorii (transversal, 200 μ); b Bulbi olfactorii (transversal, 200 μ).

(Riechlappen: Lobus olf. post. pars lateralis GOLDSTEIN?), das Corpus striatum dagegen ziemlich zentral, das Epistriatum ist auf die caudo-dorsale Region beschränkt (Lobus olf. post. pars medialis GOLDSTEIN?). Da die Vorderhirnhemisphären der verschiedenen Fischgattungen schon in ihrer äußeren Gestalt (und nach dem jeweiligen Eversionsgrad) recht stark voneinander abweichen, ist ein einheitlicher direkter Vergleich homologer Gebiete nur auf Grund eingehender hirnanatomischer Untersuchungen möglich; ich begnüge mich hier mit einer kurzen Beschreibung der verschiedenen Kapillarisationszonen bei den einzelnen Hirntypen.

Der Schwerpunkt der Gefäßversorgung liegt bei *Phoxinus* und *Nemachilus* im Zentrum jeder Hemisphäre (Striatum?): die lockersten Maschen findet man am caudo-dorsalen Pol (bei *Nemachilus* nur dessen medianer Teil) und am vorderen Ende; das an den Ventriculus communis grenzende septale Gebiet ist ebenfalls nicht besonders reich an Kapillaren. Die paarigen, in der rechten und linken Hälfte nach vorn ziehenden Äste der A. prosencephali centr. sind teilweise von einer nahezu gefäßleeren Zone umgeben (Abb. 19a). Die Bartgrundel hat im Vergleich zur Elritze kleinlumigere Kapillaren und etwas engere Maschen (Abb. 6, 34). — In den gestielten Bulbi olf. konzentrieren sich die Kapillaren zu einem auffallend dichten Netz in den peripheren Randzonen, also in der Formatio bulbaris mit den Glomeruli olfactorii; der zentral liegende Nucleus olf. ant. (HOLMGREN) bleibt trotz seines Zellenreichtums viel gefäßärmer (Abb. 19b). Von der Oberfläche der Bulbi ziehen viele Venen nach hinten.

Esox hat kleine sitzende Bulbi, deren vorderer Pol ebenfalls von grob verzweigten Venen umspannt ist und eine Anhäufung besonders feiner Kapillaren aufweist; letztere erreichen aber in ihrer Dichte nicht diejenige des eigentlichen Telencephalon (Abb. 20b). Die anschließende mediane und ventrale Region ist etwas gefäßärmer, während in den zentralen und caudalen dorso-medianen Gebieten die Kapillarmaschen so fein und dicht sind, daß sie ohne weiteres mit denen des Cerebellum und Tectum zu vergleichen sind (Abb. 20a).

Das Vorderhirn von *Anguilla* überrascht, wie schon angedeutet, durch seine relativ geringe Kapillarversorgung; es zeigt auch im Verhältnis zu den anderen Fischen weniger Schwankungen in der Versorgungsintensität der verschiedenen Regionen des Lobus olf. (Abb. 21a). Die großen Bulbi olf. lassen zwar in der Formatio bulbaris einzelne kompaktere Gefäßknäuel erkennen, aber diese sind nicht so dicht vernetzt wie in den Cyprionidenglomeruli; außerdem sind sie nicht auf eine periphere Randschicht begrenzt, was auch im Zellbild zum Ausdruck kommt (Abb. 21b). Von den Bulbi aus lassen sich, nicht immer deutlich, je zwei gefäßärmere Gürtel in das Vorderhirn verfolgen, von rostro-median nach caudo-lateral (mediane und laterale Riechstrahlung?). Eine verminderte Kapillarisation findet man sonst noch in den medio-ventralen und caudo-dorsalen Gebieten (Area olf. post. med.?); die rostro-lateralen, die hinteren ventro-lateralen (Tuberculum taeniae) und die zentro-dorsalen

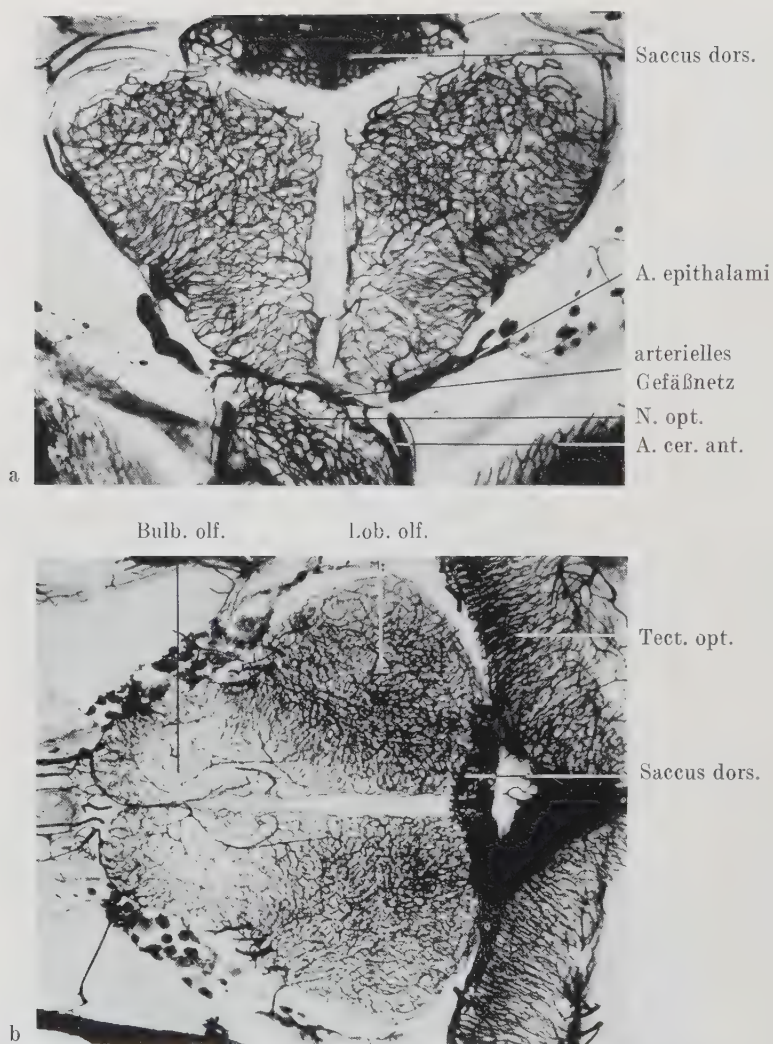


Abb. 20. *Esox*, Gefäßversorgung im Telencephalon. a Lobi olfactorii (transversal, 200μ); b Telencephalon (horizontal, 200μ).

Partien haben ein etwas engeres Gefäßnetz, gehören aber längst nicht zu den am besten versorgten Gebieten des Aalgehirns.

Bemerken möchte ich noch, daß in allen *Anguilla*-Präparaten, und zwar nicht nur im Vorderhirn, das Lumen der Arteriolen nicht kontinuierlich in das der Kapillaren überzugehen scheint: die stärkeren Gefäßäste verzweigen sich plötzlich in viel feinere Kapillaren; für die Bildung der Venulae innerhalb des Gehirns trifft dasselbe zu.

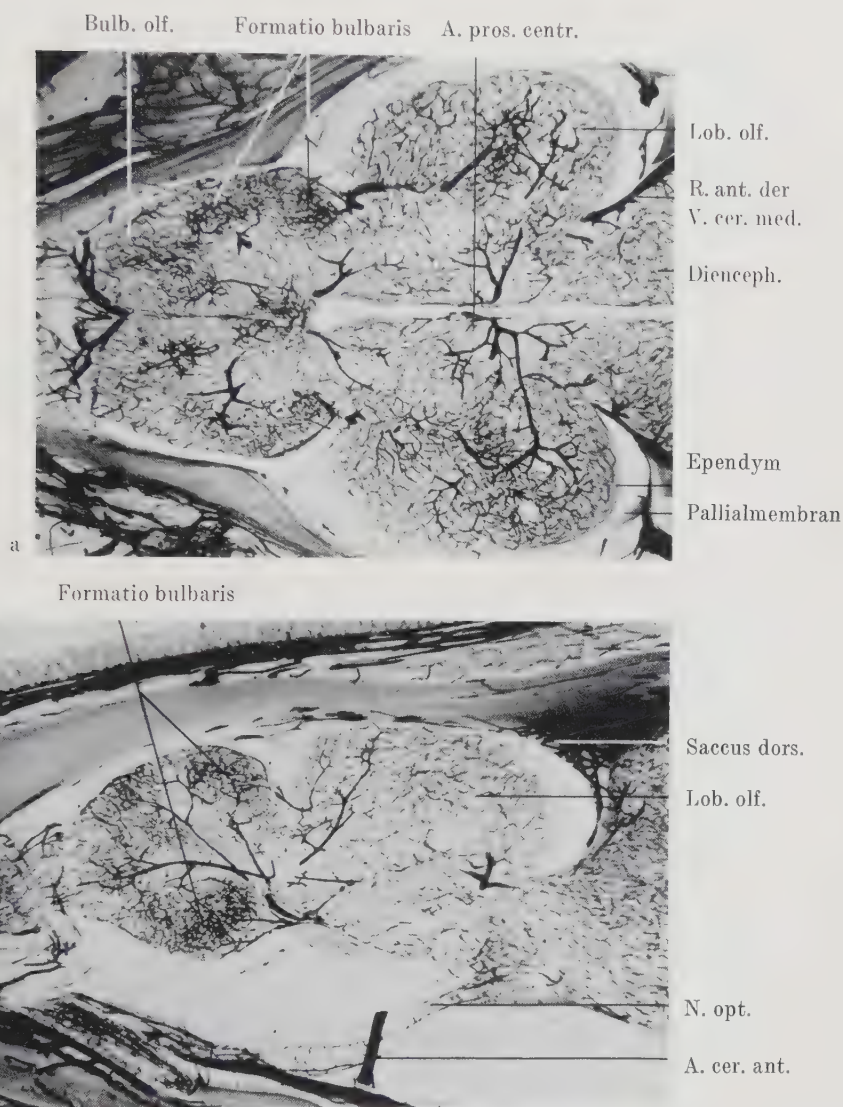


Abb. 21. *Anguilla*, Gefäßversorgung im Telencephalon. a horizontal, 200μ ; b sagittal, 200μ

c) Diencephalon

Das Zwischenhirn ist wegen seiner komplizierten Strukturierung am schwersten zu übersehen. Es wird von den Aa. cer. post. und deren Ästen versorgt und teilweise außerdem von den Aa. cer. ant. aus (z. B. Lobus medius hypothalami, eventuell Hypophyse, eventuell Habenularganglien).

Die hinteren Gehirnarterien dringen in die Lobi inferiores ein und verzweigen sich hauptsächlich von dort aus. Vor der Betrachtung des Hypothalamus und seiner Anhänge möchte ich aber auf ein noch weiter rostral gelegenes Gebiet eingehen, das von manchen Autoren noch zum Vorderhirn gerechnet wird (SHELDON 1912, BURR 1921), von anderen aber zum Zwischenhirn (KAPPERS 1921, EDINGER 1908, BECCARI 1943); ich schließe mich letzteren an. Es handelt sich um die prächiasmatische Region, direkt caudal der Commissura anterior, dem Verbindungsstück zwischen Telencephalon und Thalamus, in dem die großen olfactorischen Faserzüge zu Epi- und Hypothalamus verlaufen, und dessen medianer Ventrikel sich ventral in den Recessus praeopticus erweitert. In den Wänden dorsal dieses Recessus liegt der Nucleus praeopticus (magnocellularis), dessen innersekretorische Funktion („Zwischenhirndrüse“) schon bei verschiedenen Fischen beschrieben worden ist (vor allem SCHARRER 1928, 1930, 1932, 1954). Bei allen bisher untersuchten Wirbeltieren (meist Fische und Säuger) wurde festgestellt, daß dieses Kerngebiet (Nucleus paraventricularis der Säuger, BECCARI) ein besonders dichtes Kapillarnetz aufzuweisen habe, das sich deutlich von der Umgebung abhebe (FINLEY 1939, SCHARRER 1954, u. a. m.). Ich kann diesen Angaben nicht vorbehaltlos zustimmen, da ich bei den von mir untersuchten Fischen und mit der von mir angewandten Methode keine Verdichtung der kapillaren Gefäße im Nucleus praeopticus beobachten konnte! — SCHARRER (1954) zitiert, daß LAIDLAW & KENNARD einen Zusammenhang zwischen Gefäßspasmen und Narcoticum erkannt hätten, der sich in diesem vegetativen Kern anders auswirke als in den übrigen Gehirnabschnitten. Es ist möglich, daß die Unterschiede zwischen meinen Präparaten und den Ergebnissen der anderen Autoren auf ähnlichen Phänomenen beruhen; doch bedarf diese Beobachtung noch genauerer Nachprüfung.

In allen meinen Präparaten fand ich ein kleines flächiges arterielles Gefäßnetz, das hinter der Commissura ant. an der ventralen Gehirnoberfläche innerhalb der Meninx liegt (Abb. 4, 10). Es wird durch eine mediane Abzweigung von der A. cer.-ant.-Anastomose oder von der A. pros. centr. aus gespeist und seine abführenden Gefäße gehen in das venöse System des Ramus ant. (der V. cer. med.) über. Das Netz liegt auf oder knapp hinter dem Chiasma opticum und unterhalb des Recessus praeopticus; es scheint aber mit dem Recessus und erst recht mit dem Nucleus praeopticus in keiner Verbindung zu stehen, da man auch keine von ihm ausgehenden Kapillaren in das Gehirn eindringen sieht; seine Funktion ist unbekannt.

Die Hypophyse wird, außer von einigen Kapillaren vom Hypothalamus aus, direkt von der dem Carotidensystem entspringenden A. hypophysealis versorgt; bei *Phoxinus* und *Nemachilus* entspringt diese der Anastomose zwischen den Aa. cer. ant., bei *Anguilla* und *Esox* geht sie von einer der Aa. cer. post. ab und erscheint ihrem Kaliber nach als ziemlich unbedeutendes Gefäß. Inwieweit es eine getrennte Blutzufuhr zum Haupt- (Vorder-) lappen (Drüsenteil) und zum Zwischenlappen (in enger Beziehung mit dem Hirnteil) gibt, konnte ich an Hand meiner Präparate nicht

feststellen. Jedenfalls wird die Hypophyse von einem mächtigen Maschenwerk von Kapillaren durchzogen, welche durchschnittlich ein viel größeres Lumen als diejenigen der übrigen Gehirnmasse aufweisen. Der Hirnanhang kann verschieden gestaltet sein (rundlich und flach bei *Nemachilus* und *Anguilla*, länglich bei *Phoxinus*, kegelförmig bei *Esox*), und auch die Ausbildung und Lage der einzelnen Drüsenlappen ist sehr variabel (STENDELL 1914). Ich finde Gefäße in allen Hypophysenabschnitten, jedoch nicht gleichmäßig verteilt. Im Hauptlappen liegen die Blutgefäße innerhalb von Bindegewebssträngen und umgeben die einzelnen Drüsenschläuche oder -bläschen mit großen, zu Sinusoiden (STENDELL) erweiterten Maschen (besonders deutlich bei *Anguilla* und *Esox*, Abb. 22—24). Der Zwischenlappen dagegen, und der nur bei Fischen in dieser Form abgrenzbare Übergangsteil zeigen meist dünnere Kapillaren und ein engmaschigeres Netz, das die in das Drüsenparenchym eindringenden Hirnfortsätze begleitet. —

Eine weitere Ausstülpung des Hypothalamus, die trotz einer vielseitigen Bearbeitung immer noch Unklarheiten birgt, ist der Saccus vasculosus. Unter den von mir gewählten Fischen kommt er nur bei *Anguilla* vor und ist da verhältnismäßig groß; *Nemachilus* war daraufhin noch nicht untersucht worden: über sein Fehlen bei *Phoxinus* berichtet SCHARRER (1928); und, obwohl KRAUSE (1923) eine sogar in Einzelheiten gehende „Beschreibung“ des Saccus vasculosus bei *Esox* gegeben hat, wurde von LISSNER (1923), HALLER (1934) u. a. m. festgestellt, daß er keinen besitzt. Die Blutgefäßversorgung des Saccus vasculosus des Aales erwies sich als übereinstimmend mit der kurzen Beschreibung bei FORSELIUS (1957): „There are two different types of vascularisation. According to DORN 1955 they are independent of

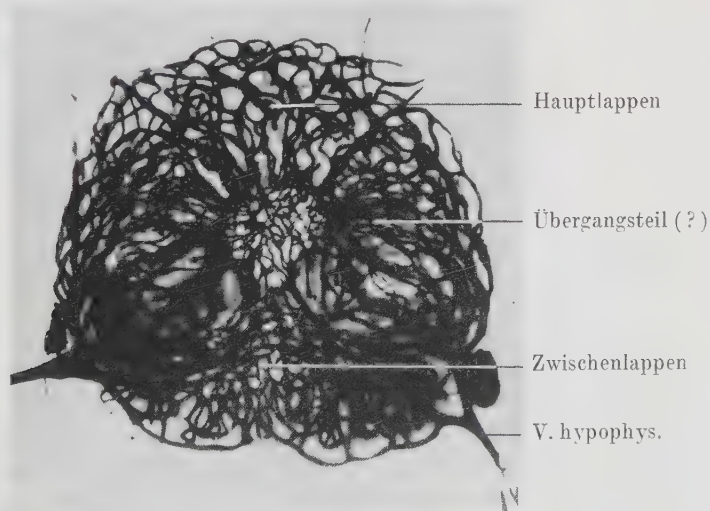


Abb. 22. *Anguilla*, Hypophyse. (Horizontal, 200 μ , rostral oben.)



Abb. 23. *Esox*, Hypophyse. (Horizontal, 200μ , rostral oben.) a (ventral) und b (dorsal) sind zwei aufeinanderfolgende Schnitte.

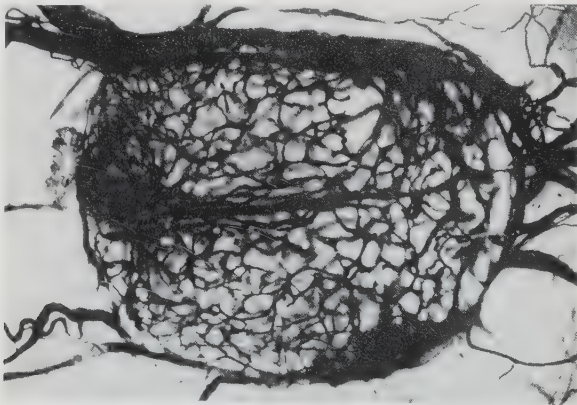


Abb. 24. *Nemachilus*, Hypophyse. (Horizontal, 200μ , rostral links.)

one another in their actions. The thin capillaries proceeding below the epithelium are probably connected with the general circulation. ... Much thicker than the capillaries are the sinusoid vessels, whose connection with the general circulation remains an open question (DORN op. cit.).“ — Bei *Anguilla* weisen in keinem der Präparate die in ungefärbtem Zustand bräunlich erscheinenden Blutmassen (Sinusoide innerhalb der Meninx, BECCARI 1943) eine Tuscheinjektion auf: nur einzelne injizierte Kapillaren, die vom Ursprung der A. basilaris ausgehen, versorgen das stark gefaltete ependymale Epithel des Saccus. Auch kann man Gefäße beobachten, die auf eine Verbindung zwischen der Versorgung von Hypophyse, Saccus vasculosus und Hypothalamus (Recessus lobi medii) hindeuten (Abb. 25).

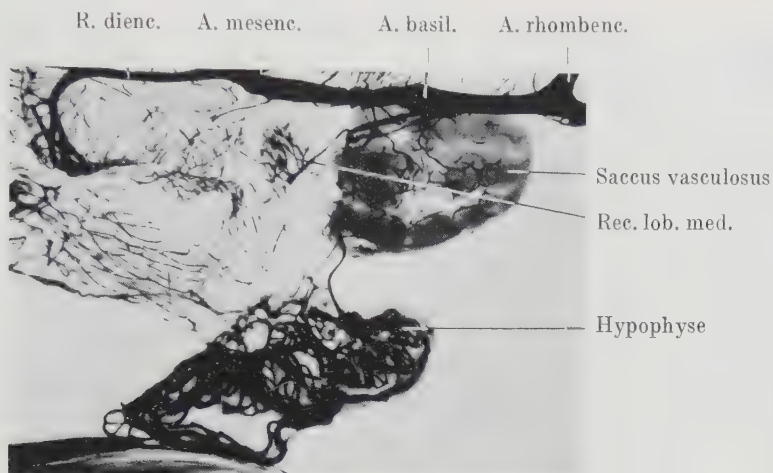


Abb. 25. *Anguilla*, Hypothalamus. (Vergrößerung aus Abb. 17.)

Im allgemeinen ist die Blutgefäßversorgung des Hypothalamus relativ gering; die Kapillaren verlaufen ziemlich regelmäßig zentrifugal. Die beiden Lobi laterales werden jeweils von medio-dorsal nach ventro-laterad vom gleichnamigen Arterienast versorgt; dieser liegt an der dorsalen Wand des Recessus lobi lateralis und gibt senkrecht zur Oberfläche verlaufende Kapillaren ab. Im Lobus medius verzweigen sich die Arterien ebenfalls von den medianen Ventrikelwänden aus direkt laterad. Bei *Esox* und *Phoxinus* ist eine deutlichere Regelmäßigkeit des radiären Kapillarverlaufes zu beobachten als bei *Nemachilus* und besonders *Anguilla*. — Die Sammelvenen verlaufen an den lateralen Außenflächen und meist auch je eine ventral in der äußeren Grenzfurche zwischen den Lobi laterales und dem Lobus medius; die letzteren schließen sich dem Ramus medius der V. cer. med. an.

In den caudo-ventralen Regionen des Hypothalamus jedoch fallen einige charakteristische, ziemlich scharf begrenzte Stellen stark erhöhter Kapillarisation auf, die bei den einzelnen Fischgattungen zwar unterschiedlich ausgeprägt, doch immer erkennbar sind. Ich werde am Beispiel der Elritze etwas näher auf sie eingehen, da sie hier am deutlichsten hervortreten. — Sowohl bei Fischen als auch bei höheren Wirbeltieren erwähnte KAPPERS (1921) in den Wänden des Zwischenhirnventrikels das Vorkommen besonders modifizierten Ependyms, dem er eine sekretorische Funktion zuschrieb, vor allem in bezug auf die Bildung von Ventrikelflüssigkeit. CHARLTON griff das Problem 1928 in einer größeren Untersuchung wieder auf und fand bei Teleostiern und Elasmobranchiern solche Stellen mit verdicktem Ependym auch in caudo-ventralen Zonen des Hypothalamus. Seiner Beschreibung nach entsprechen sie genau den von mir beobachteten Kapillarverdichtungen (Abb. 26—28). Von den Recessus lobi medii (Rec. mammillaris anderer Autoren) meint CHARLTON: „It is

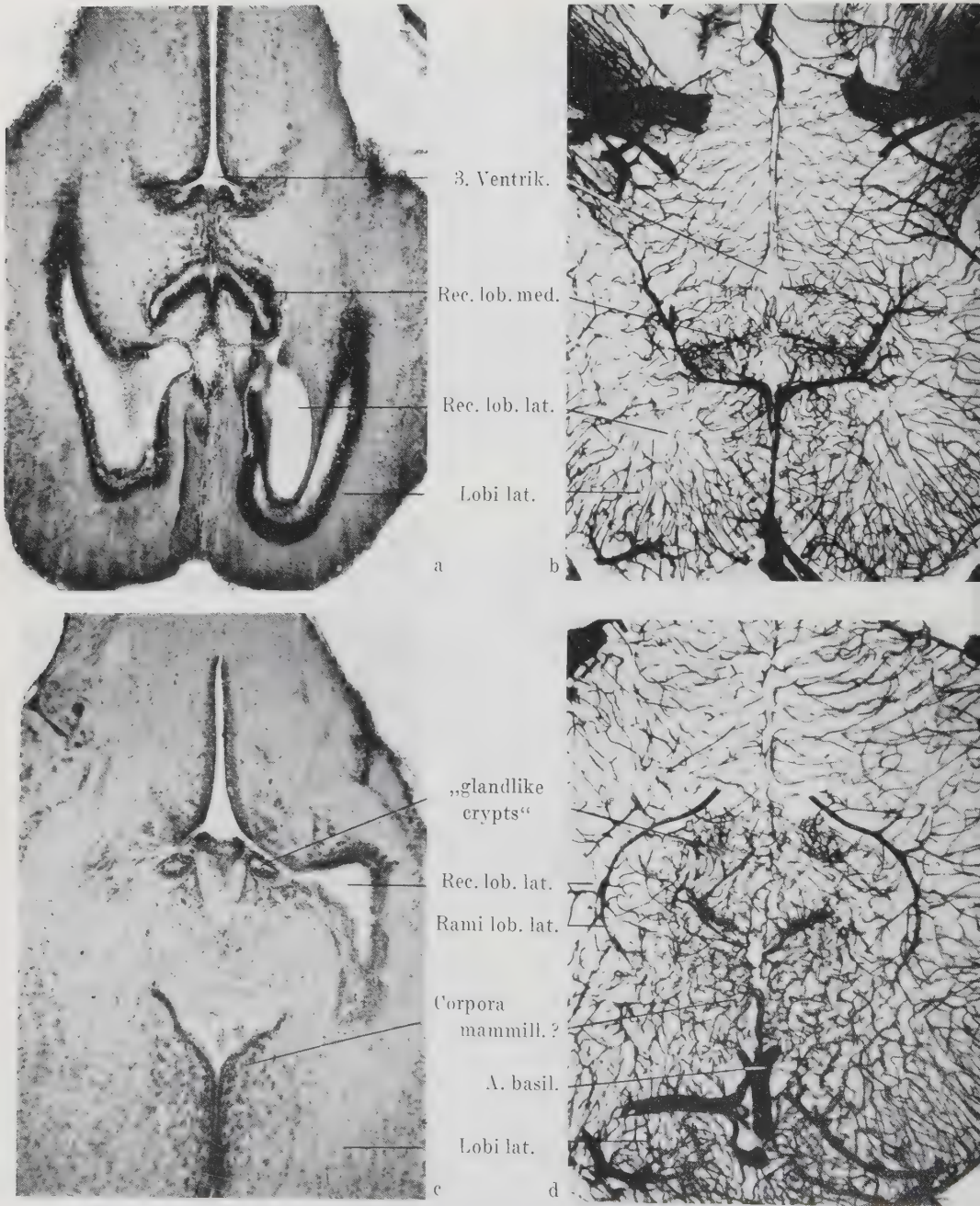


Abb. 26. *Phoxinus*, Hypothalamus. (Horizontal, rostral oben.) a + b ventraler als c + d; a - c Paraffin, 15 μ , HE; b + d Cedukol, 200 μ , aufeinanderfolgende Schnitte.

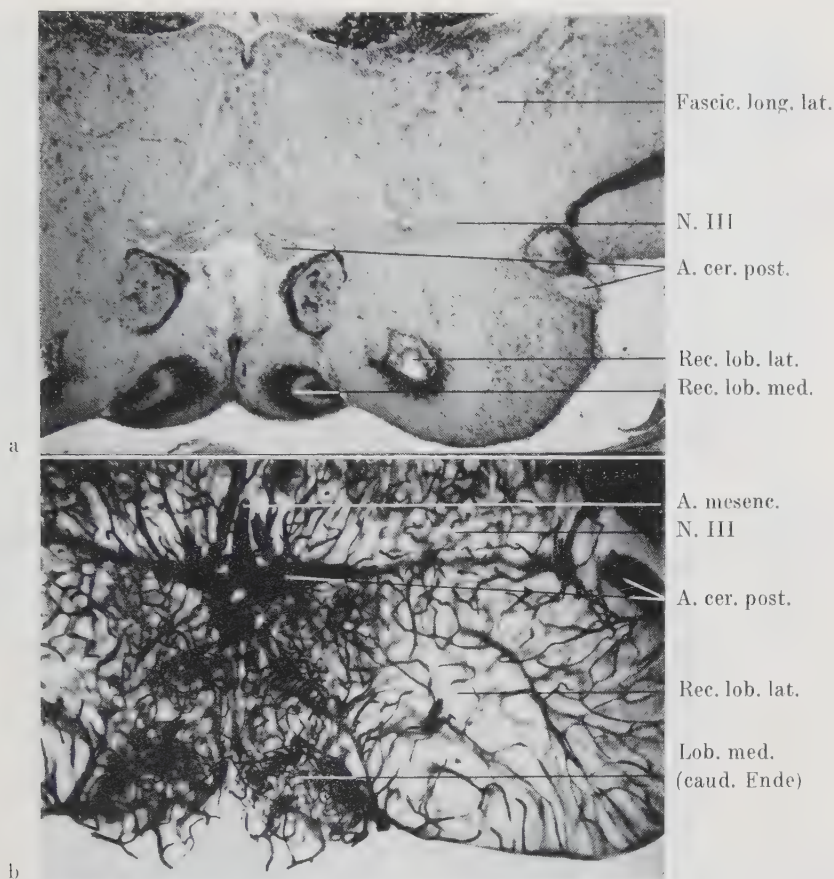


Abb. 27. *Phoxinus*, Hypothalamus. (Transversal.) a Paraffin, 15 μ , HE; b Cedukol, 200 μ (Vergrößerung aus Abb. 35).

possible that the recess may really be compared to a tubular gland.“ Ob es Sekretionsprodukte sind, die bei *Phoxinus* und *Nemachilus* diesen Recessus in gefärbten Präparaten nicht als leeren Hohlraum erscheinen lassen, kann ich nicht entscheiden: die den Recessus umgebende Ependymschicht ist jedenfalls außerordentlich stark vascularisiert. — Ähnliches gilt von dem Gebiet um den Eingang zu jedem Recessus lobi lateralis: es bilden sich an dem dorsalen Dach des Ventrikels (auch von GOLDSTEIN beschriebene) Vorsprünge bzw. Einstülpungen aus, „numerous crypts which are strikingly glandlike“ (CHARLTON 1928), welche zum Teil im Injektionspräparat reichlich kapillarisiert erscheinen. — Eine dritte Kapillarverdichtung tritt nur bei *Phoxinus* auf, und entspricht ihrer Lage nach etwa der caudalen Grenze des Lobus medius (Tuberculum posterior?) am Übergang zu den ihn umgreifenden Lobi laterales (Gebiet der Corpora mammillaria?).

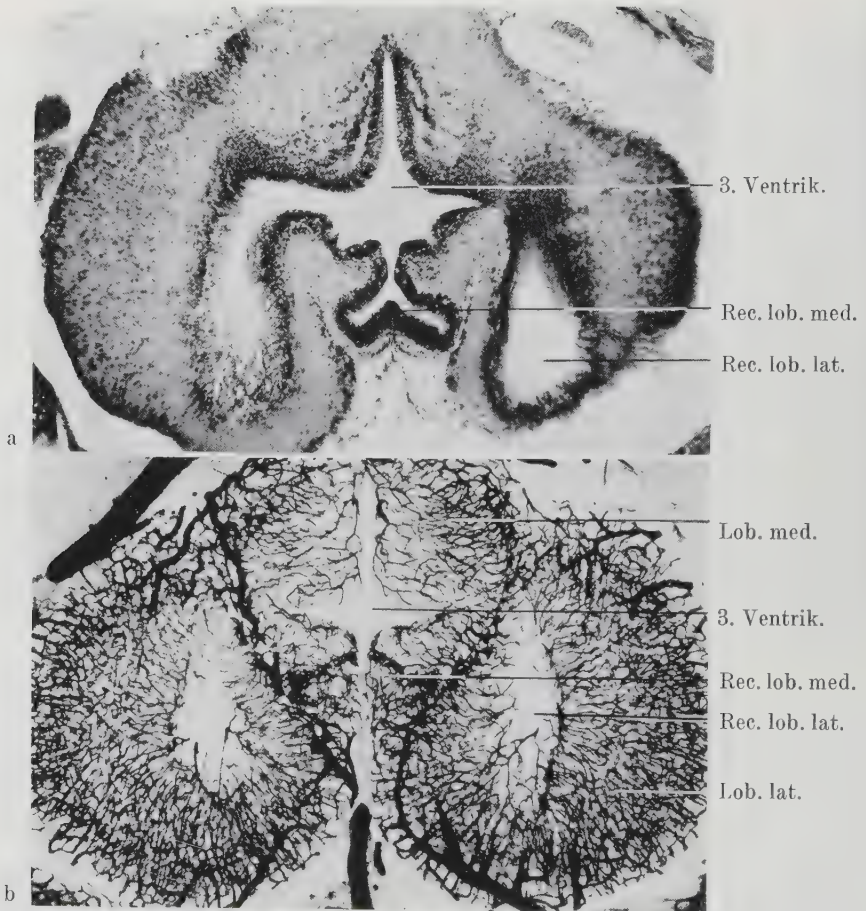
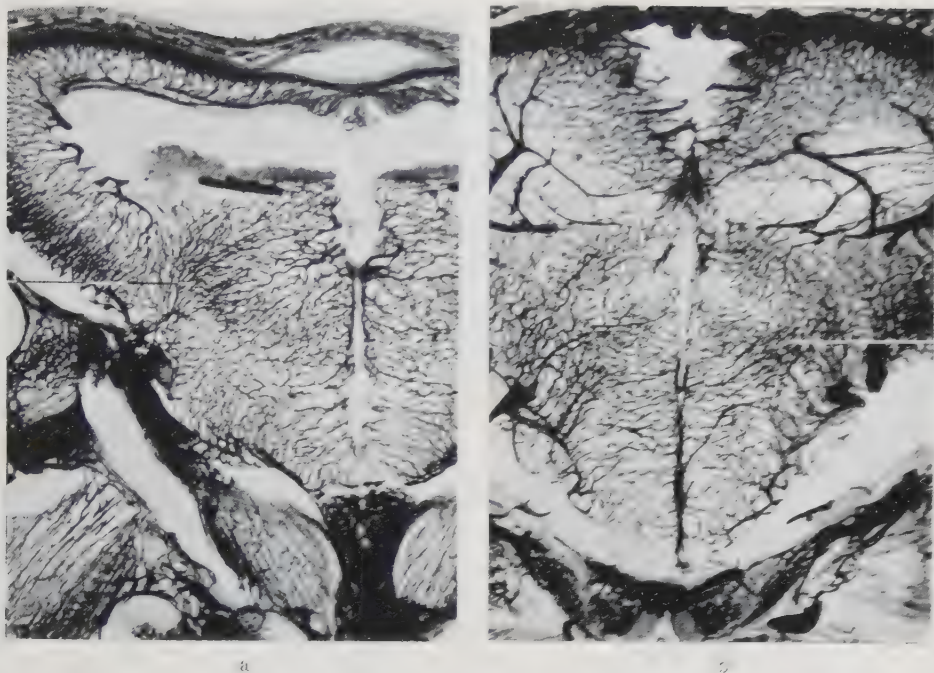


Abb. 28. *Esox*, Hypothalamus. (Horizontal, rostral oben.) a Paraffin, 15 μ , HE; b Cedukod 200 μ .

Der Thalamus sensu stricto ist im allgemeinen etwas stärker kapillarisiert als der Hypothalamus. — Die ursprünglich von KAPPERS (1921) beschriebene Ependymverdickung am medianen Zwischenhirnventrikel (organo ependimale diencephalico laterale BECCARI 1943) liegt etwas unterhalb und caudal der Commissura posterior. Sie ist in allen Zellbildpräparaten leicht auffindbar, in injizierten Schnitten ist sie jedoch nur bei *Phoxinus* als Zone deutlich erhöhter Vaskularisierung zu erkennen (und zwar vom R. diencephali, oberhalb dessen Verzweigung in die Rr. loborum lateraliurn ausgehend); bei *Esox* ist nur andeutungsweise etwas zu sehen.

Weiterhin weist bei *Esox* und *Phoxinus* das Gebiet des Nucleus anterior thalami und des Corpus geniculatum ein etwas dichteres Kapillarnetz als die Umgebung auf



a

b

Abb. 29. Thalamus. (Transversal. 200 μ .) a *Esox*; b *Phoxinus*. + = Gebiet des Corpus geniculatum lat. und Nucl. ant. thalami (bei *Phoxinus* sehr caudal getroffen).

(Abb. 29). *Anguilla* und *Nemachilus* lassen keine derartige Gefäßanordnung erkennen.

Die Ganglia habenulae im Epithalamus werden beim Aal eindeutig von der Aa. epithalami, beim Hecht vom jeweiligen R. tecti optici, bei der Barbrunde sicher von dem R. diencephali aus versorgt, und bei der Elritze kommen die Aa. epithalami oder der R. diencephali oder beide in Betracht. — Der Gefäßplexus im Saccus dorsalis (bzw. zwischen Saccus dors. und Velum transversum) ist überall deutlich ausgeprägt, am klarsten und größten bei *Anguilla* (Abb. 30). Die Epiphyse liegt dem Saccus dors. auf oder wird fast von ihm umgeben und weist ebenfalls sehr viele großlumige Kapillaren auf. — Der Plexus chorioideus ant., der der Mesencephaler, steht immer in Verbindung mit den Gefäßen des Saccus und führt über in die Vena cer. ant.

d) Mesencephalon

Die Grenze zwischen Di- und Mesencephalon wird im allgemeinen aus der Commissura post. zum Tuberculum post. verlaufend festgelegt. In einer histologischen Untersuchung hat PALMGREN (1921) bei *Salmo* als „natural boundary“



Abb. 30. *Anguilla*, Epithalamus. (Transversal, 200 μ .)

ein „characteristic bloodvessel“ angegeben, welches nach Lage und Verlauf mit der A. mesencephali centr. identisch ist. Diese Arterie stellt mit ihren vier Endverzweigungen das Hauptversorgungsgefäß des ganzen Mittelhirns dar.

Wichtig ist, daß ungeachtet des unterschiedlichen Ausbildungsgrades des Tectum opticum bei den einzelnen Fischgattungen dieses stets nur von den beiden vorderen Rami tectorum versorgt wird. Die arterielle Blutzufuhr zu dem unterentwickelten Tectum des Aales ist also dieselbe wie zu dem mächtigen Mittelhirndach des Hechtes, wenn man davon absieht, daß beim Hecht (nicht so ausgeprägt bei der Elritze) die Rami tororum semicircularum zugunsten der Tectumgefäße zu sehr kleinkalibrigen Nebenzweigen reduziert sind bzw. zur Versorgung des Tectum mit herangezogen werden. Die verschiedene funktionelle Bedeutung dieses Gehirnabschnittes für die jeweiligen Fischtypen zeigt sich nur in der Anordnung der Kapillaren; selbst die relative Gefäßdichte im Tectum opticum jeder einzelnen Fischgattung weicht nicht vom durchschnittlichen Kapillariserungsgrad der übrigen Gehirnteile ab.

Das Grundmuster der Gefäßverteilung im Mittelhirndach bleibt überall erhalten: jeder Ramus tecti optici verläuft an der Ventrikelfläche des Daches von der Mitte vorn nach den Seiten oben hinten und verzweigt sich auf der ganzen Fläche; von diesem System aus dringen Gefäße senkrecht in die Tectumschichten ein und spalten sich in zahlreiche Kapillaren auf, deren Maschendichte nach außen hin zunimmt (Abb. 31). Die sammelnden Venen liegen an der äußeren Oberfläche des Mittelhirndaches.

Phoxinus, als „Grundtyp“ mit relativ großen Lobi optici, soll als Beispiel zur näheren Beschreibung dienen. — Die Anordnung der Gefäße innerhalb der Wölbung des Daches ist annähernd radiär; die Aufspaltung in feinere Kapillaren geht stufenweise vor sich. Die erste Stufe ist etwa an der Grenze zwischen der inneren Körnerschicht (periventrikuläre graue Schicht) und derjenigen der markhaltigen Fasern

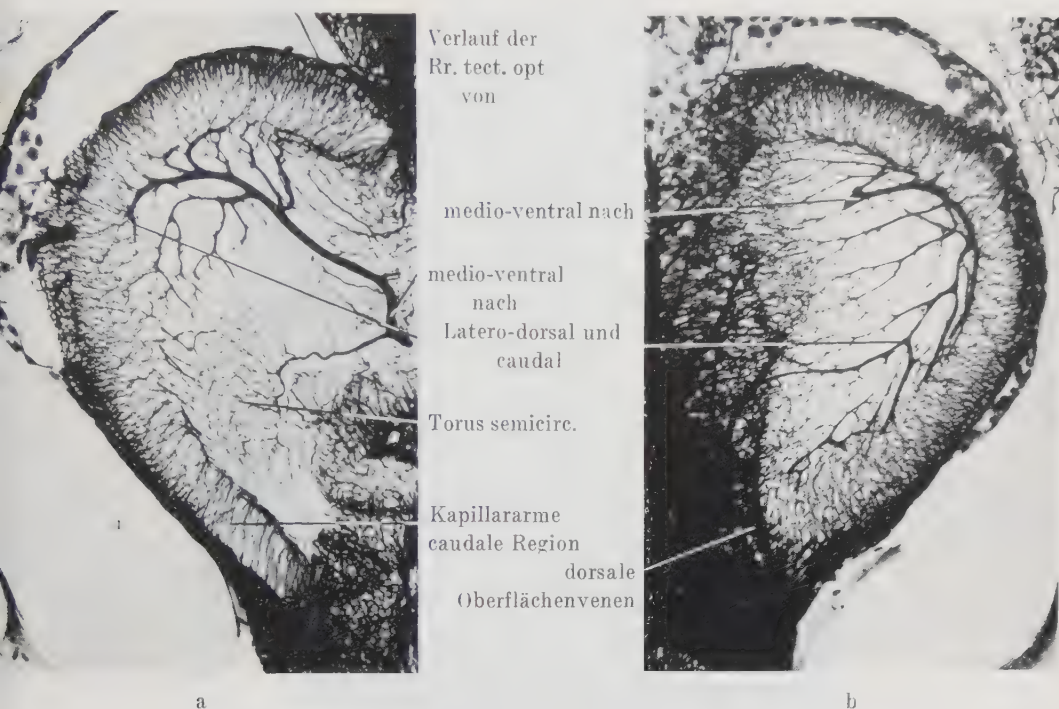


Abb. 31. *Esox*, Tectum opticum. (Horizontal, 200 μ .) a (ventral) und b (dorsal) sind die linke und rechte Hälfte aus aufeinanderfolgenden Schnitten.

(„tiefes Mark“) zu erkennen. Innerhalb der Hauptzellenschicht geht die Verzweigung weiter, und vor der äußersten Opticusfaserschicht kommt es durch zahlreiche Queranastomosen zu einer deutlichen zweiten kapillaren Verdichtungsstufe. Die äußere Opticusfaserschicht selbst erscheint als eine viel gefäßärmere „Randzone“, deren Kapillaren direkt in das Venensystem an der Oberfläche des Daches einmünden (Abb. 32). Diese Randzone ist vor allem an den ventro-lateralen Teilen des Tectum gut ausgebildet, während sie dorsalwärts fast verschwindet. — Auch bei einem Injektionspräparat des Gehirns von *Tropidonotus natrix* hat LÜDICKE (1939) so eine „kapillarfreie Randzone“ beobachtet.

Das Tectum von *Esox* weist eine noch differenziertere Anordnung der Kapillaren auf. Diese verlaufen strenger radiär, und es sind zwei Verdichtungsstufen mit Queranastomosen in der Opticusschicht zu sehen (Abb. 33). In der äußeren der beiden, der „Randzone“, sind die Gefäße zwar etwas geringer an Zahl, jedoch großlumiger und deutlich erkennbar als abführende Venen. Die Kapillardichte des Tectum nimmt an dessen dorso-caudalem Ende stark ab (Abb. 31a): dort ziehen nur noch einzelne unverzweigte Gefäße von innen nach außen. — Im Mittelhirndach von *Anguilla* und

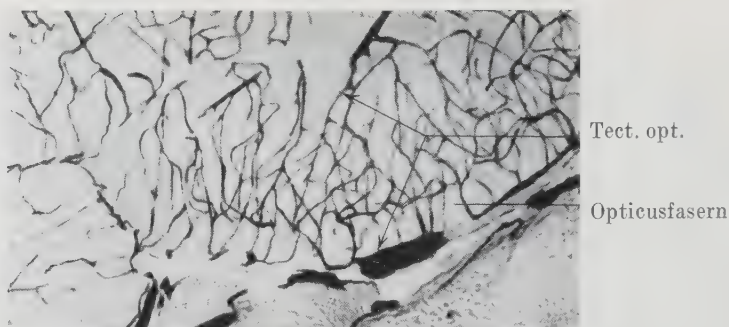


Abb. 32. *Phoxinus*, Tectum opticum. (Transversal, 100 μ , Ausschnitt aus rechter Hälfte.)



Abb. 33. *Esox*, Tectum opticum. (Transversal, 200 μ , Ausschnitt aus rechter Hälfte.)

Nemachilus ist dagegen keine so große Regelmäßigkeit der Gefäßverteilung zu finden. Von der inneren Körnerschicht nach außen verzweigen und anastomosieren die Kapillaren ohne eine deutliche radäre Richtung einzuhalten; eine „Randzone“ ist nicht ausgeprägt.

Von jedem R. tecti optici geht immer ein Ast ab, der sich im dorsalen Thalamus und bis in das Ganglion habenulae verzweigt; bei *Esox* ersetzen diese Äste sozusagen den R. diencephali, der hier fehlt.

Die an den Seiten hinten im Tegmentum mesencephali (Mittelhirnboden) gelegenen Tori semicirculares werden von den entsprechenden hinteren Rami der A. mesenc. centr. von dorsal her versorgt (Abb. 6, 34); die sammelnden Venen ziehen in caudo-ventraler Richtung ab und fließen in den dorsalen Ast der V. cer. post., der nahe der A. cerebelli liegt, entlang des hinteren Tectumrandes. Bei *Phoxinus* und *Esox* verlaufen diese abführenden Venen zuletzt parallel und unverzweigt

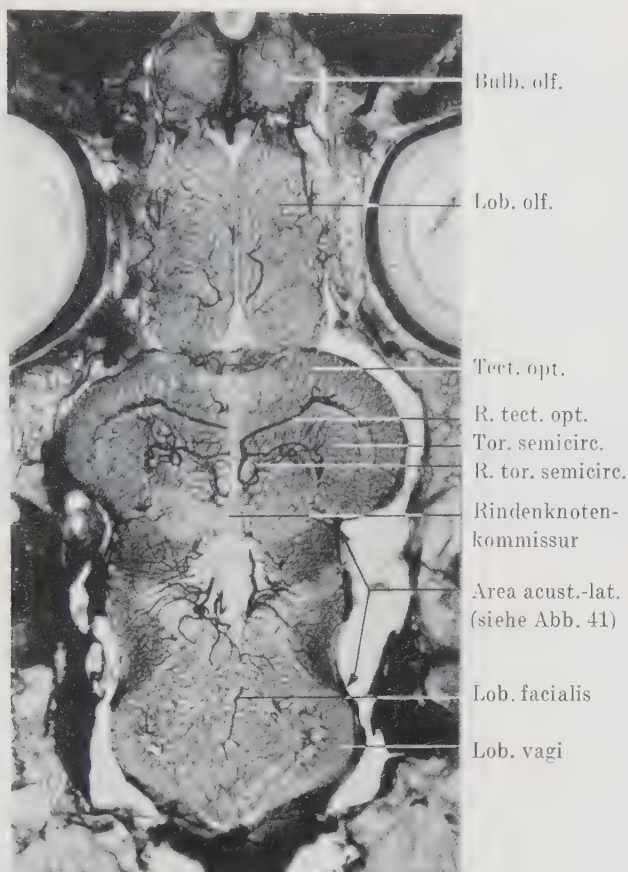


Abb. 34. *Nemachilus*, Gefäßversorgung des Gehirns. (Horizontale Übersicht, 200 μ .)

nach hinten unten, zwischen dem Mittelhirnboden und dem überhängenden Tectum (Abb. 35).

In dem medianen Gebiet des Tegmentum mesenc. liegen die Kerne und Wurzeln der beiden Augenmuskelnerven: N. oculomotorius (III) und weiter hinten der N. trochlearis (IV). Ganz vorn findet man den Kern des mächtigen hinteren Längsbündels (Fasciculus longitudinalis dorsalis, centralis, posterior oder medialis: Funiculus longit. dors. GOLDSTEIN). Dieses große Faserbündel sowie auch die im Nucleus lateralis mesencephali der Tori semicirc. endende Oktavusschleife (Fasc. longit. lateralis, Lemniscus lat.: Funiculus longit. lat. GOLDSTEIN) sind mehr oder weniger gefäßleer (Abb. 35); diese „kapillarfleie Zone des hinteren Längsbündels“ hat LÜDICE (1939) im Schlangengehirn ebenfalls erwähnt. Eine zweite Zone, die fast frei von Gefäßen bleibt, unmittelbar hinter der vorderen Anastomose der Aa. cer. post. gelegen, ist

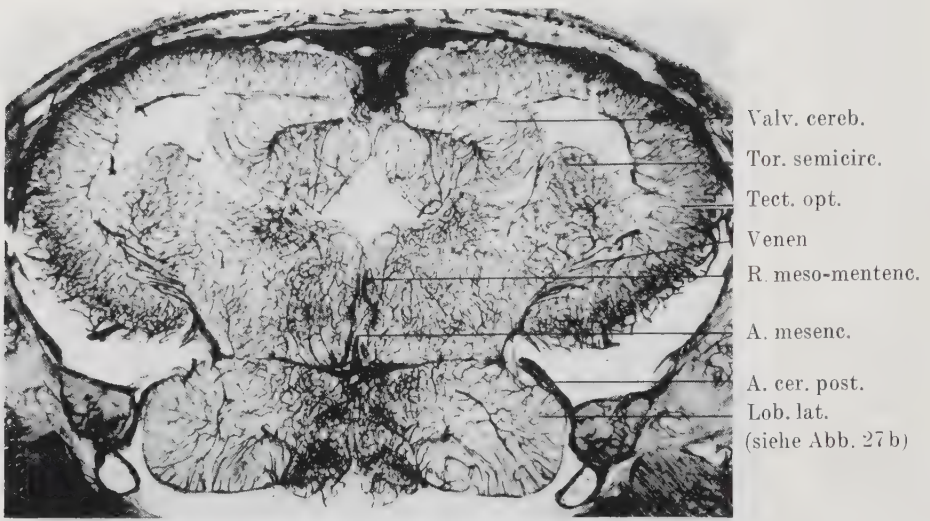


Abb. 35. *Phoxinus*, Gefäßversorgung des Gehirns. (Transversale Übersicht, 200 μ .)

die Wurzel des austretenden N. oculomotorius und die mediane nach caudal anschließende Commissura ansulata (Abb. 3a, 11, 14, 17 usw.). — Die tegmentalen Kerngebiete, die Region ventral des Fasc. longit. dors. und der Nucleus interpeduncularis (caudal der Comm. ansulata) weisen dagegen eine intensivere Gefäßversorgung auf; ebenso ist bei *Phoxinus* und *Nemachilus*, die eine relativ große Valvula cerebelli besitzen, eine Verdichtung von Kapillaren am Übergangsganglion (Abb. 35), i. e. an der Verwachsungsstelle zwischen Tegmentum und Valvula, zu beobachten. Der arterielle Zufluß besteht aus kleineren ventralen Zweiggefäßen der A. mesenc. centr. und deren jeweiligen Rami; das Gebiet unterhalb der Valvula (zum Teil die Valvula selbst) übernehmen die Rami meso-metencephali. Die Kapillaren scheinen hauptsächlich venöser Natur zu sein; sie fließen der ventralen V. cer. med. zu.

e) Cerebellum

Die verschiedenen Möglichkeiten der Blutgefäßversorgung des Kleinhirns habe ich bei den einzelnen Fischgattungen schon näher beschrieben. Es sei kurz wiederholt, daß das Corpus cerebelli bei *Esox* durchweg von der A. cerebelli versorgt wird, ebenfalls bei *Anguilla* (mit einer Ausnahme: A. rhombenc. centr.); bei *Phoxinus* sind es dorsale Äste der A. rhombenc. centr., und bei *Nemachilus* findet man so große individuelle Unterschiede, daß ich die Variabilität in Tabelle 1 zusammengefaßt habe.

Die Valvula bekommt hauptsächlich von ventral Zufuhr durch die Rami meso-metencephali, teilweise auch durch die Rr. tect. opt. (außer bei *Esox*); bei *Phoxinus* und *Nemachilus*, die einen mächtig ausgebildeten Kleinhirnfortsatz haben, und auch bei *Esox*, kommen noch von lateral die Aa. cerebelli bzw. deren Nebenzweige hinzu.

Tabelle 1. Variabilität der Gefäßversorgung des Corpus cerebelli bei *Nemachilus barbatulus*

Zahl der Exemplare	Von rechts	Von links	Außerdem von der Mitte
5	A. cerebelli	A. cerebelli	
1	A. cerebelli	A. cerebelli	A. rhombenc.
1	A. cerebelli	A. cerebelli	A. mesenc. ¹⁾
1	A. cerebelli	A. rhombenc.	
2	A. rhombenc.	A. cerebelli	
1	A. rhombenc.	A. rhombenc.	
1	A. mesenc.	A. rhombenc.	

Im allgemeinen ist über die Gefäßanordnung im Cerebellum zu sagen, daß die Arterien zumeist von vorn nach hinten (in der Zona granularis) und die Kapillaren von innen nach außen (in der Zona molecularis) verlaufen; die Venen sammeln sich wie immer an der Oberfläche. (Die an der Valvula „innen“ in den Falten ziehenden Venen liegen ja nicht im Ventrikel, sondern an der hier eingestülpten Außenfläche des Gehirns: *cavum cranii* FRANZ 1912).

In der Valvula cerebelli ist kein Unterschied in der Kapillardichte zwischen der Körner- und der Molekularschicht zu beobachten; gleichmäßig verteilt, mehr oder weniger radiär gerichtet und ohne allzuvieler Verzweigungen ziehen die Gefäße von innen nach außen (Abb. 35). Die größte abführende Vene liegt zum Teil dem Velum anticum an und zieht zur dorsalen Gehirnoberfläche.

Das Corpus cerebelli weist im Durchschnitt eine intensivere Gefäßversorgung auf als die Valvula, vor allem in der Zona granularis. Diese unterscheidet sich von der Zona molecularis nicht nur durch größere Kapillardichte (*Esox*, auch *Phoxinus*, *Nemachilus*), sondern vor allem durch die Anordnung der Gefäße. Abgesehen davon, daß die großkalibrigeren Arteriolen sich alle innerhalb der Körnerschicht verzweigen, bilden hier die Kapillaren ein wirres Maschenwerk, während sie sich in der Molekularschicht, wenn auch nicht überall gleich deutlich erkennbar, radiär anordnen. In einigen Präparaten von *Anguilla* erscheint die Körnerschicht verhältnismäßig arm an feinen Kapillaren: erst an der Grenze zur Molekularschicht kommt es zu einer Art „Verzweigungsstufe“, von der aus zahlreiche Kapillaren mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche nach außen ziehen (Abb. 37). Der dorsale Bereich der Zona molecularis ist meist stärker durchblutet als der ventrale, laterale und caudale.

Fast ganz kapillarfrei ist die bei *Nemachilus* besonders stark ausgeprägte Rinden-knotenkommissur, die die beiden sekundären Geschmackskerne (Rinden-knoten MAYSER, Nuclei gustatorii secundarii KAPPERS, Nuclei laterales cerebelli GOLDSTEIN) verbindet und ventral dicht unter dem vorderen Ende des Corpus cerebelli verläuft

1) Siehe Abb. 36.

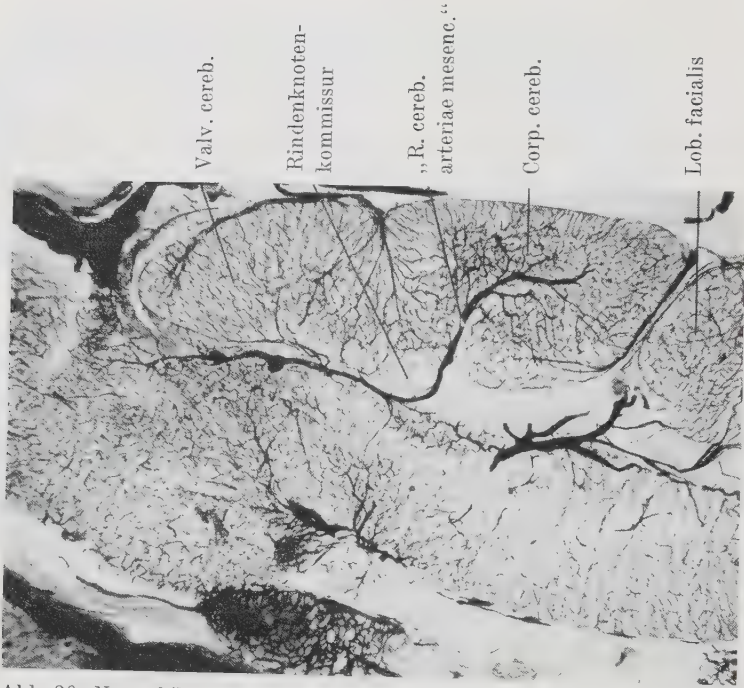


Abb. 36. *Nemachilus*, Cerebellum. (Sagittal, 200 μ .)

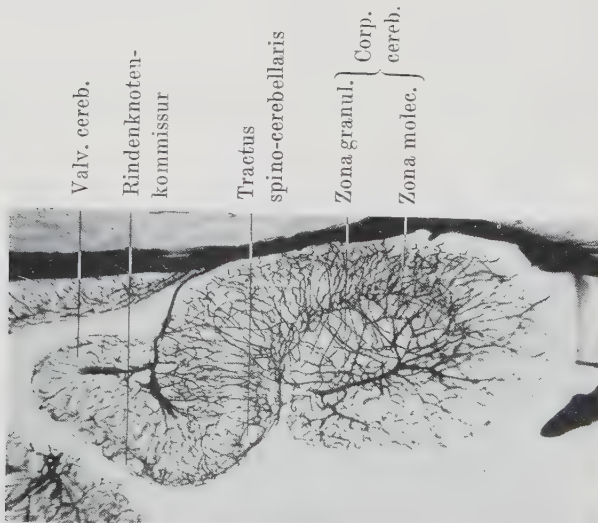


Abb. 37. *Anguilla*, Cerebellum. (Sagittal, 200 μ ; Vergrößerung aus Abb. 17.)

(Abb. 11, 34, 36). Beim Aal fällt noch ein zweites gefäßloses transversales Faserbündel auf, das etwas dorso-caudaler liegt, zum Teil in der granulären Schicht, und die Kommissur bzw. Kreuzung (FRANZ 1912) des Tractus spino-cerebellaris darstellt (Abb. 37).

Die Eminentia granularis cerebelli ist bei allen Fischen durch intensive Gefäßversorgung ausgezeichnet: die Kapillaren sind meist sehr fein und ziehen vorwiegend in lateraler Richtung von innen nach außen. Die Crista cerebellaris dagegen, die dorsal der Area acustica liegt, hebt sich von letzterer durch relativ geringe Kapillarisation ab (Abb. 38, 39).

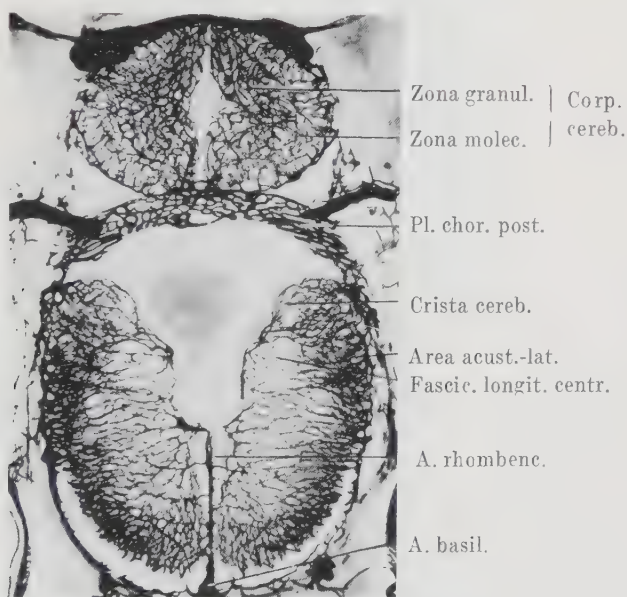


Abb. 38. *Esox*, Querschnitt durch Cerebellum und Medulla oblongata. 200 μ .)

f) Medulla oblongata

Das Muster der Kapillarversorgung in der Medulla oblongata stimmt im Prinzip bei allen hier untersuchten Fischen überein. Von der ventral verlaufenden A. basilaris aus ziehen die Aa. rhombenc. centr. in der medianen Sagittalebene fast senkrecht dorsad bis zum Boden des 4. Ventrikels. Nach beiden Seiten werden kapillare Gefäße abgegeben, die sich nach außen, also in ventraler und vor allem lateraler Richtung weiter verzweigen (Abb. 38, 39). Die Endversorgungsgebiete der Aa. rhombenc. centr., die sich entlang der Wände der Fossa rhomboidea in einen oder mehrere rechte und linke Äste teilen, sind in einigen Fällen das Corpus cerebelli (*Phoxinus*, zum Teil *Nemachilus*, *Anguilla* in einer Ausnahme), das Tuberculum acustico-laterale EDINGER (bei allen) und die vor allem bei Cyprinoiden mächtig ausgebildeten Lobi

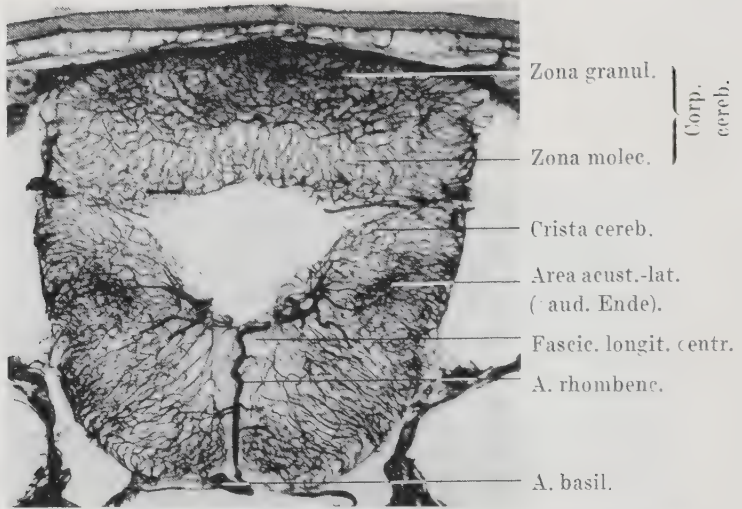


Abb. 39. *Phoxinus*, Querschnitt durch Cerebellum und Medulla oblongata. (200 μ .)

faciales (zum Lobus = Tubereulum impar verschmolzen) und Lobi vagi. Am Übergang von der Medulla in das Rückenmark ändert die A. basil. ihren Verlauf (oder löst sich auf), und an die Stelle des ziemlich geordneten (beim Aal allerdings nicht so deutlich orientierten) Kapillarsystems tritt ein regelloses Maschenwerk.

Betrachtet man den Horizontalschnitt eines injizierten Gehirns von *Anguilla*, so fällt sofort die außerordentliche Kapillardichte in der Area acustico-lateralis auf: keine andere Region des ganzen Aalgehirns ist so reichlich durchblutet wie dieses! (Abb. 40). Bei den anderen Fischen findet man ebenfalls, daß die akustische Zone die am stärksten kapillarisierte der gesamten Medulla ist, doch wird dieser Gefäßdichtegrad auch an anderen Stellen des Gehirns erreicht (z. B. in Teilen des Zwischenhirns bei *Phoxinus*, zum Teil im Corpus cerebelli bei *Esox* usw.).

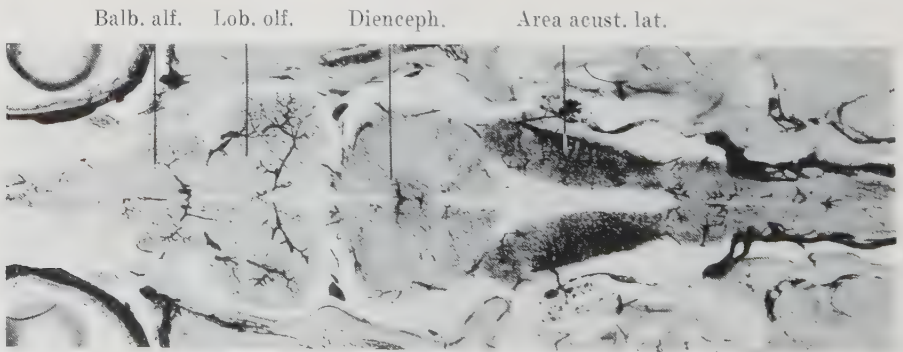


Abb. 40. *Anguilla*, Gefäßversorgung des Gehirns. (Horizontale Übersicht, 200 μ .)

Die übrigen Gebiete des Myelencephalon weisen eine geringere und ziemlich gleichmäßig verteilte Kapillarversorgung auf. Nur im in sich geschlossenen runden Tuberculum impar von *Nemachilus* und *Phoxinus* weicht der Gefäßverlauf vom allgemeinen Schema der Umgebung ab: von der jeweils dafür zuständigen A. rhombene. centr. aus verzweigen sich die Kapillaren radiär und ziehen hauptsächlich dorsad.

Erwähnen möchte ich noch, daß der intracerebrale Verlauf der Nerven V, VII und X und des nahe der Medianen ziehenden Fasciculus longit. centr. (s. auch LÜDICE 1939) in der Medulla auch im Injektionspräparat gut erkennbar ist: alle diese Faserstränge erscheinen mehr oder minder gefäßleer. Bei der sensiblen Wurzel des N. facialis der Cyprinoiden und der Radix descendens des N. trigeminus des Aales ist besonders gut zu beobachten, wie die meisten Arteriolen und Kapillaren den Bündeln ausweichen und sie umgehen (Abb. 40, 41).

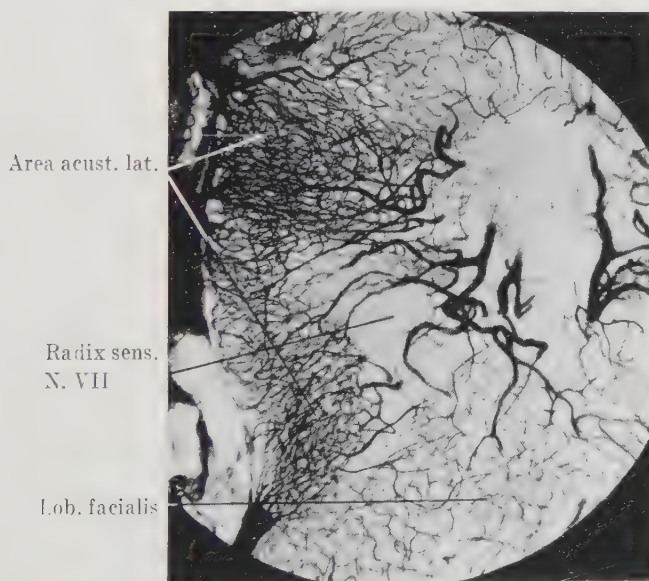


Abb. 41. *Nemachilus*, Medulla oblongata. (Horizontal, 200 μ , rostral oben; Vergrößerung aus Abb. 34, linke Seite.)

C. Diskussion

Trotz der oft erheblichen Unterschiede in Ausbildungsgrad und relativer Größe der einzelnen Gehirnabschnitte bei *Phoxinus*, *Nemachilus*, *Esox* und *Anguilla* konnte ich keine dadurch bedingten grundsätzlichen Abweichungen vom Schema des Arterienverlaufes im Teleostiergehirn feststellen: es treten also keine Neukonstruktionen des Gefäßapparates auf Grund verschiedener Hirntypen auf.

Bei der Beschreibung von 4 Exemplaren von *Salmo gairdneri* KUM KREANOWSKA (1944) zu denselben Ergebnissen; nur hat hier die Autorin die veränderte Lage des Kleinhirns (das Corpus cerebelli ist deutlich größer und nach vorn über das Mittelhirn ausgezogen) als Anlaß für das Auftreten besonderer Kleinhirnarterien angesehen. Es sind keine Weis auch noch die üblichen beiden von der Aa. cer. post. abweigenden A. cerebelli vorhanden, denn diese haben an Bedeutung verloren und verlaufen nur an der ventralen Oberfläche des Kleinhirns, während die paarigen Hauptgefäße im Längs Aa. cerebelli-ent. KREANOWSKA erst weiter caudad von der unpaaren A. mesencephalic. entspringen. KREANOWSKA selbst meint dazu: „... Schließlich hat das Kleinhirn auch noch die Richtung der A. cerebelli centr. verändert und den Punkt ihrer Abzweigung nach vorn von der A. cerebelli post. zur A. mesenc. centr. verschoben. Die zuerst mit dem Kleinhirn in Zusammenhang stehende Arterie (A. cerebelli centr.) wird hier angesehen werden mit der A. cerebelli centr. der anderen Fische. Die Schlingen, welche diese A. cerebelli an der Stelle ihrer Entstehung macht, scheint sich zuerst nach hinten, dann wendet sie sich nach vorn um: dies kann man als Rest der ursprünglichen Lage ansehen...“

Dah die A. cerebelli bei *Salmo* noch einer caudad gerichteten Schlaufe letzten Endes nach vorn folgen, entsprechend der Lage des Cerebellum, ist leicht einzusehen; die Ursache zu einer Verschiebung des Ursprungs der Hauptkleinhirnarterie jedoch wohl wunderbar gesucht werden. Ein Vergleich mit den Gefäßversorgungsverhältnissen bei Cerebellum anderer Fische zeigt, daß die Möglichkeit einer arteriellen Fehrerfüllung von der A. mesencephalic. auch schon unabhängig von Lageveränderungen des Kleinhirns vorzuffinden gewesen ist, z. B. bei der Bartgrundel. Wie ich bei der Beschreibung des Cerebellum angeführt habe, sind nirgends soviel Unregelmäßigkeiten in der Gefäßversorgung zu finden wie in eben diesem Gehirnabschnitt: bei 12 Exemplaren von *Neomachilus kribiahi* konnte ich nicht weniger als 7 Kombinationsmöglichkeiten feststellen, wobei die Kleinhirnarterien dreierlei verschiedenen Ursprungs sein können und eine asymmetrische Verteilung derselben zwar nicht die Regel, aber immerhin sehr häufig ist (Tabelle 1). Bei *Phoxinus* hat sich, ohne ersichtlichen äußeren Grund, die Abzweigungsstelle der Kleinhirnarterien caudad, also in das Gebiet der A. rhombencephalic. verlagert; die eigentliche A. cerebelli ist (mit zwei Ausnahmen) nur mehr schwach ausgebildet. Bei *Acanthia* wird nur in einem Fall auf einer Seite die A. cerebelli durch einen Ast der A. rhombencephalic. ersetzt.

Diese Tatsachen weisen darauf hin, daß wohl innerhalb des Gehirns nur die Hauptgefäße (Aa. cer. ant., Aa. cer. post., A. mesenc., A. basilaris; Aa. cerebelli?) schon im embryonalen Zustand in einer prädeterminierten Richtung auswachsen nach der Theorie von ELDER, zitiert bei WILLIAMS; die kleineren Zweige dagegen scheinen sich aus einem diffusiven Kapillarnetz zu entwickeln (nach der Annahme von ROUJ, THOMA, EVANS u. a., zitiert bei WILLIAMS 1937), wobei mechanische und chemische Einflüsse innerhalb und außerhalb der Gefäße auf die endgültige Diffe-

renzung bestimmend wirken. Zu diesen Ergebnissen führen auch vergleichende Untersuchungen an Vogelgehirnen (WILLIAMS 1937, HELFER 1957).

Daß gerade das Kleinhirn eine solche Variabilität aufweist, konnte durch den Befund von FRANZ (1912) erklärt werden, daß sich das Cerebellum bei Teleosteiern ontogenetisch erst relativ spät zu seiner endgültigen Größe entwickelt, während es bei Larven und Jungfischen im Verhältnis zum übrigen Gehirn noch sehr klein und unscheinbar ist. Der steigende O_2 -Bedarf der sich vermehrenden Kleinhirnzellen würde also die nächstliegende Arterie zu weiteren Verzweigungen (oder Spaltungen) veranlassen.

Bei zwei Exemplaren von *Nemachilus barbatulus* ist die einseitige Vertretung einer Arterie durch eine andere auch im Trossenphoton zu erkennen (R. cereb. ph. tritt A. prosencephali centr.). Es sieht so aus, als würde die Durchblutung eines Gebietes eben von einer anderen Arterie übernommen, sobald die A. cereb. ph. während der Entwicklung (aus unbekannten Gründen) in ihrem Wachstum und ihrer Ausbreitung verhindert wird.

Anomalien (bzw. „Variationen“, GILLILAN 1959) in Verlauf, Kaliber, Abzweigungsstellen und Anastomosen von Gehirnarterien sind ebenfalls bei allen warmblütigen Wirbeltieren bekannt und beschrieben (HICKMAN 1900, de VRIES 1907, GILLILAN 1959 u. a. m. i.). Bei der Homologisierung von Blutgefäßen stößt man nicht nur auf Schwierigkeiten. Im allgemeinen ist zu beobachten, „that arteries are remarkably constant in their final fields of supply and that variability affects mainly their intermediate course“ (SHELLSHEAR 1900). Wenn KILPATRICK (1933) auch meint, „the constancy of relations between bloodvessels and cerebral centers is no more valid when comparing phylogenetically remote animals“, so fand GILLILAN (1957) jedoch bei seinen Untersuchungen an menschlichen Gehirnen, daß „the variations in the pattern of cerebral arteries found in man are phylogenetic throw-backs. Similar patterns are seen in lower mammals as the usual pattern characteristic of that animal“. – Trotz der großen Variabilität in der Gefäßversorgung wird doch ein festes Versorgungsplan beibehalten (nicht nur innerhalb der Teleostei, sondern auch bei höheren Wirbeltieren); in Nomenklaturfragen sollte man die Herkunft und das Endverbreitungsgebiet berücksichtigen. Bezüglich der Kleinarterien bei Fischen würde sich die Bezeichnung „A. cerebelli“ (A. cereb. KILPATRICK, KILPATRICK) auf die von den A. nur post. abzweigende Arterie beschränken und für die „A. cereb. centrale“ KILPATRICK im Fall von *Salmo* (und *Nemachilus*) etwa von einem P. cerebellaris arteria prosencephali sprechen, bei *Phoxinotus*, *Nemachilus* und *Aspidiotus* dagegen von einer R. cereb. arteria rhombencephali (A. cereb. superior in der Homologisierung).

Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsvermögen von Gefäßen und den Umfang der Zellschädigung durch deren Zerstörung durch Gefäßoperationen oder -extirpationen wurden bisher nur bei Säugern vorgenommen: SCHWARTZ (1935) beim Opossum und TSUNO (1937) im Rattenhirn. Die Frage, inwieweit sich Gefäß-

unterbrechung im Gehirn ist beim Opossum ein erneutes Auswachsen von Endarterienschleifen in die lädierten (oder implantierten) Regionen, bei der Ratte eine Erhöhung der Kapillarisation in der nächsten Umgebung der geschädigten Stelle. TSANG stellte fest, daß im Cortex der Ratte selbst der Ausfall größerer arterieller Gefäße keine Wirkung auf die von ihnen versorgten entfernteren Gebiete hat: "... the interrupted terminals usually lost their old affiliation and entered into intimate relations with neighboring trunks. It was in such cases that an originally anastomosing capillary was more likely to enlarge its caliber and become an important communicating twig between two large branches. Thus, in the case of the rat at least, the results do not support the view ... that the interruption of a vascular trunk does incalculable damage to the region normally supplied by it as well as to other parts adjacent to, or even remote from, that region".

Da die Teleostier auch ein reichlich anastomosierendes Kapillarnetz aufweisen, dürfte die Gefahr weitgehender Athrophierungserscheinungen im Gehirn nach Verletzung kleinerer Arterien nicht von Bedeutung sein. CRAIGIE (1945) allerdings meint: "... the spread of blood through reticulum is not rapid enough for functional needs if one of the larger tributary vessels is obliterated, so that these apparently function as endarteries". Ähnlich schreiben ABBIE (1934) und SHELLSHEAR (1921 und 1930).

Inwieweit bei Fischen der Ausfall größerer Arterien in etwas isolierteren Gehirnabschnitten rechtzeitig wieder ausgeglichen werden kann, müßte erst experimentell geprüft werden. Die Möglichkeit einer unbeabsichtigten Verletzung solch wichtiger Arterien bei den üblichen Gehirnoperationen ist jedoch stark herabgesetzt durch die Tatsache, daß jene meist ventral und innen verlaufen.

An Hand meiner Präparate konnte ich feststellen, daß das Blut im Gehirn bei Knochenfischen in zentrifugaler Richtung strömt. Die Arterien dringen in der Regel von medio-ventral ein und verzweigen sich nach außen: bis auf einige unbedeutende Ausnahmen (*A. epithalami*) sind die Gefäße an der dorso-lateralen Oberfläche venöser Art. KRZANOWSKA (1954) bestätigt diese „zentrale Anordnung“ der Gefäße als charakteristisch für adulte Osteichthyes. Nur die *A. epithalami* (*A. epiphysealis* KRZANOWSKA), die beim Wels an der dorsalen Oberfläche des Telencephalon verläuft und außer in die Epiphyse auch Zweige in das Vorderhirn selbst abgibt, weiche von diesem Grundsatz ab und sei als Überbleibsel der embryonalen äußeren Arterienanlage anzusehen (die auch für Hale typisch sei). CRAIGIE (1945) schreibt von einer phylogenetischen Entwicklungstendenz von centrifugaler nach centripetaler Blutströmungsrichtung: doch er erwähnt keine Teleostier. Die Knochenfische scheinen eine Sonderstellung einzunehmen, denn in der Literatur wird bei allen anderen Wirbeltierklassen auch ein centripetales Eindringen von Arteriolen und Kapillaren in das Gehirn beschrieben und abgebildet.

In bezug auf Unterschiede in der Kapillardichte verschiedener Gehirnregionen bestätigen meine Befunde an Knochenfischen, ungeachtet des jeweiligen Gehirn-

typs, einige von CRAIGIE bei *Hydrolagus* (1927) und *Squalus* (1928) zusammengestellte Ergebnisse: Vorderhirn im allgemeinen nicht überaus stark vaskularisiert; Zona molecularis des Corpus cerebelli mit stets geringerer Kapillardichte als Zona granularis; intensivste Gefäßversorgung in der Area acustico-lateralis.

Ein bei Säugern (CRAIGIE 1920, DUNNING & WOLFF 1937) beobachteter Unterschied in der Blutversorgung zwischen motorischen und sensorischen Zentren (letztere sind stärker kapillarisiert als erstere) konnte CRAIGIE (1927, 1928) bei Selachiern und ich bei Teleostiern nicht finden. Die Möglichkeit einer Veränderung der Kapillardichte durch stärkere Beanspruchung einzelner Gebiete im Sinne von einem „increase in vascular supply in motor centers by much movement“, wie CRAIGIE in seinem zusammenfassenden Bericht 1945 als Befund bei Ratten zitiert, ist bei Fischen unwahrscheinlich.

Teleostier begegnen einer dauernden erhöhten Inanspruchnahme eines Gehirnzentrums im allgemeinen durch stärkere Ausbildung der entsprechenden Region, durch Differenzierungen innerhalb des Nervengewebes und zum Teil durch eine strukturiere Anordnung der Kapillaren in Gebieten mit starker funktioneller Aktivität. Letzteres ist z. B. der Fall im Mittelhirndach von *Phoxinus* und vor allem *Esox*: bei diesen Sehtypen wird im Gegensatz zu *Nemachilus* und *Anguilla* ein strenger radiärer Verlauf der Kapillaren im Tectum opticum deutlich. (Inwieweit die zur Oberfläche parallel verlaufenden „Verzweigungsstufen“ der Kapillaren mit den histologischen Schichten des Tectum übereinstimmen, konnte ich nicht genau feststellen, außer daß in der gefäßärmeren äußersten Randzone die Opticusfasern verlaufen.)

Als direkte Anpassung der Gefäßversorgung an erhöhte funktionelle Aktivität in bestimmten Gehirngebieten kann man die bei allen Fischen beobachtete äußerst dichte Vaskularisierung der Area acustico-lateralis ansehen (Bedeutung des Seitenliniensystems und Gleichgewichtssinnes für Fische!); als einziges Beispiel für das Auftreten von Kapillarverdichtungen an bei bestimmten Typen spezifisch beanspruchten Integrationszentren möchte ich das Corpus geniculatum laterale anführen, das sich nur bei *Esox* und *Phoxinus* durch verstärkte Kapillarisierung von der Umgebung abhebt, nicht aber bei *Nemachilus* und *Anguilla*, für die optische Eindrücke keine so wichtige Rolle spielen.

Dieser Befund spricht auch für die Theorie von DUNNING & WOLFF (1937), nach der Gebiete mit viel Synapsen und Axonverzweigungen in der Regel stärker durchblutet sind als reine Kerngebiete und vor allem als große Faserstränge (s. auch z. B. Kapillarverdichtungen in den Glomeruli der Bulbi olfactori von *Anguilla*, *Phoxinus* und *Nemachilus*, in der Area acustico-lateralis, in den äußeren integrierenden Schichten des Tectum opticum). CRAIGIE allerdings bestreitet die Gültigkeit dieser Theorie als allgemeines Prinzip und führt dazu die relative Gefäßarmut der synapsenreichen Gebiete im Cortex des Cerebrum und Cerebellum (1938, bei *Rana pipiens*).

Meine Angaben über Kapillardichte beruhen nicht auf exakten quantitativen Messungen, sondern nur auf Beobachtungen injizierter Präparate unter dem Stereo-

skop und Vergleich von verschiedenen Hirnabschnitten in ein und demselben Tier (bzw. in Tieren gleicher Artzugehörigkeit) einerseits und gleichen Gebieten in den Gehirnen von verschiedenen Fischgattungen andererseits. — Mit meinem Präparatematerial wäre als einzige quantitative Methode die Messung der Lichtextinktion an bestimmten Stellen der Schnitte möglich gewesen. Ich hätte jedoch zu viele Fehlerquellen berücksichtigen müssen („Gefäßdichte“ nur als gesamte Blutmenge in einem bestimmten Gehirnvolumen erfassbar, ohne Einberechnung von Länge und Kaliber der Kapillaren; Lichtabsorption durch das bloße Gehirngewebe je nach Zelldichte verschieden; Injektionsvollständigkeit bzw. Füllung der Kapillaren mit Tusche unterschiedlich; u. a. m.). Da die prozentualen Zahlenangaben auch keine absoluten Werte dargestellt hätten, habe ich diese Messungen nicht fortgeführt.

D. Zusammenfassung

I. Bei 4 Teleostiern (*Phoxinus laevis* L., Elritze; *Nemachilus barbatulus* GRHR., Bartgrundel; *Esox lucius* L., Hecht; *Anguilla anguilla* L., Aal) wurde im Hinblick auf den unterschiedlichen Gehirnbau (verschiedene ökologische Fischtypen) der Verlauf der Blutgefäße im Gehirn beschrieben, unter Berücksichtigung des extracranial zuführenden Carotidensystems und der abführenden Cardinalvenen. Die Gefäße wurden vom *Bulbus arteriosus* aus mit Tusche injiziert und deren Lage und Verlauf durch Präparation, vor allem aber in 100—200 μ dicken Schnitten untersucht.

Einzelne artliche und individuell bedingte Abweichungen sind im Text zu ersehen; bei den Hauptarterien bleibt das Gefäßversorgungsschema für Knochenfische erhalten.

1. Pseudobranchien sind von *Esox* und *Phoxinus* bekannt, bei *Anguilla* fehlen sie. Bei *Nemachilus* konnte ich entgegen der bisherigen Annahme, daß adulte Cobitiden keine Spirakulärkieme besitzen, bei mindestens der Hälfte der Exemplare eine solche eindeutig nachweisen (wenn diese auch sehr klein ist). — Das Auftreten einer A. ophthalmica zum Auge ist an das Vorhandensein der Pseudobranchie gebunden; bei *Nemachilus* ist die jedoch nicht ausgebildet, auch dann nicht, wenn eine Pseudobranchie vorhanden ist.

2. Das Gehirn wird nur durch die Aa. carotides anteriores versorgt; diese spalten sich in Aa. cerebri anteriores und posteriores auf, deren Äste von ventral in das Gehirn eindringen und sich in den einzelnen Abschnitten zentrifugal verteilen.

a) Von den Aa. cer. ant. zweigen außerhalb des Gehirns je eine A. optica und A. orbitonasalis ab und kleinere Äste zu den Augenmuskeln. Die Hauptzweige versorgen als A. prosencephali centralis und basilaris das Vorderhirn und die Bulbi olfactorii.

b) Die Aa. cer. post. versorgen mit einem rostralen Gabelast das Zwischen- und Mittelhirn (A. mesencephali centr.); die caudalen Gabeläste vereinigen sich zur medio-ventral an der Medulla verlaufenden A. basilaris, deren senkrecht nach oben abgegebene Aa. rhombencephali centr. den entsprechenden Hirnabschnitt versorgen.

c) Die Gefäßversorgung des Kleinhirns variiert stark: bei *Esox* und *Anguilla* (hier zwei Ausnahmen) sind es die von den Aa. cer. post. abgehenden Aa. cer. belli, die in das Kleinhirn eindringen, bei *Phoxinus* (bis auf zwei Ausnahmen) dorsale Verlängerungen der rostralsten A. rhombencephali centr.; *Nemachilus* weist eine überaus große individuelle Variabilität auf: die Aa. cereb. können von Ästen der A. rhombenc. centr. und der A. mesenc. centr. (auch asymmetrisch) ersetzt werden.

d) Die „Vertretung“ einer normalerweise zuständigen Arterie durch eine andere ist in zwei Fällen auch im Vorderhirn von *Nemachilus* beobachtet worden.

II. Die Kapillarversorgung der einzelnen Gehirnschnitte bei obengenannten Teleostiern wurde untersucht.

1. Die durchschnittliche Kapillardichte im gesamten Gehirn ist bei *Esox* am größten, bei *Anguilla* am geringsten, *Phoxinus* und *Nemachilus* stehen dazwischen.

2. Diese 4 Fische gehören verschiedenen ökologischen Typen an (Seh-, Riech-, Geschmacks-). Die entsprechende unterschiedliche Beanspruchung der einzelnen Gehirnschnitte zeigt sich zwar in deren unterschiedlicher relativer Größe (und histologischer Differenzierung), jedoch im allgemeinen nicht in einer erhöhten Vaskularisierung in den jeweils stärker ausgebildeten Gehirngebieten.

a) Ausnahme: Corpus geniculatum laterale der Sehtypen *Esox* und *Phoxinus*.

b) Auffallend ist der streng radiär angelegte Verlauf der Kapillaren im Tectum opticum, vor allem bei den Sehtypen.

c) Die Glomeruli im Bulbus olfactorius der gut riechenden Fische (alle außer *Esox*) zeichnen sich durch verdichtete Gefäßsammlungen aus: synapsenreiche Gebiete sind meist stärker kapillarisiert als reine Kerngebiete und große Faserstränge (s. auch intensive Versorgung der Area acustico-lateralis, Corpus geniculatum laterale, integrierende Schichten des Tectum opticum).

E. Verzeichnis der Abkürzungen

A(a): Arteria(e)	Fasc. longit. dors.: Fasciculus longitudinalis dorsalis
A. audit.: A. auditiva	Musc. rect. ant.: Musculus rectus anterior
A. basil.: A. basilaris	N.: Nervus
A. br. aff. I, II, ...: A. branchialis afferens	Plexus chor. ant.: Plexus chorioideus anterior
I, II, ...	R(r): Ramus(—i)
A. br. eff. I, II, ...: A. branchialis efferens	R. dienc.: Ramus diencephali
I, II, ...	R. ant., med., post.: Ramus anterior, medius, posterior
A. car. ext.: A. carotis externa	Rec.: Recessus
A. car. int.: A. carotis interna	Tect. opt.: Tectum opticum
A. cer. ant.: A. cerebri anterior	Torus semicirc.: Torus semicircularis
A. cer. post.: A. cerebri posterior	Truncus art.: Truncus arteriosus
A. epibr.: A. epibranchialis	V(v): Vena(e)
A. hyoid. eff.: A. hyoidea efferens	V. card. ant.: V. cardinalis anterior
A. hypophys.: A. hypophysealis	V. cer. ant.: V. cerebri anterior
A. mandib. aff.: A. mandibularis afferens	V. cer. med.: V. cerebri media
A. mesenc. (centr.): A. mesencephali (centralis)	V. cer. post.: V. cerebri posterior
Ao.: Aorta	V. hypophys.: V. hypophysealis
A. ophth.: A. ophthalmica	Ventric.: Ventriculus
A. opt.: A. optica	ca: caudal
A. orbit.: A. orbitalis	do: dorsal
A. orb.-nas.: A. orbito-nasalis	ho: horizontal
A. pros. basil.: A. prosencephali basilaris	la: lateral
A. pros. centr.: A. prosencephali centralis	me: median
A. pseud. aff.: A. pseudobranchialis afferens	ro: rostral
A. pseud. eff.: A. pseudobranchialis efferens	sa: sagittal
A. rhombenc. (centr.): A. rhombencephali (centralis)	tr: transversal
Bulbi olf.: Bulbi olfactorii	ve: ventral
Circ. ceph.: Circulus cephalicus	H.E.: Hämatoxylin-Eosin-Färbung

F. Literatur

- ABBIE, A. A. (1934), The Morphology of the Fore-Brain Arteries, with especial Reference to the Evolution of the Basal Ganglia. *J. Anat. Cambridge* **68**, 433—471.
- ALLIS jr., E. P. (1908a), The Pseudobranchial and Carotid Arteries in Gnathostome Fishes. *Zool. Jahrb.* **27**, H. 1, 103—134.
- (1908b), The Pseudobranchial and Carotid Arteries in *Ameiurus*. *Anat. Anz.* **33**, 256—270.
- (1912), The Pseudobranchial and Carotid Arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus*, together with a description of the Arteries in the Adult *Amia*. *Anat. Anz.* **41**, No. 5, 113—142.
- ALTSCHUL, R. (1939), Zur Angioarchitektonik des Gehirns. *Anat. Anz.* **88**, 23—34.
- BECCARI, N. (1943), Neurologia comparata anatomo-funzionale dei vertebrati compreso l'uomo. Sansoni Edizioni Scientifiche, Firenze.
- BURR, H. S. (1928), The central nervous system of *Orthogoriscus mola*. *J. Comp. Neur.* **45**, 33—128.
- CHARLTON, H. H. (1928), A gland-like ependymal structure in the brain. *Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd.* **31**, 823—836.
- (1932), Comparative studies on the Nucleus praeopticus pars magnocellularis and the Nucleus lateralis tuberis in fishes. *J. Comp. Neur.* **54**, 237—272.
- CORRINGTON, J. D. (1930), Morphology of the anterior arteries of sharks. *Acta zool.* **XI**, 185—261.
- CRAIGIE, E. H. (1920), On the relative vascularity of various parts of the CNS of the albino rat. *J. Comp. Neur.* **31**, 429—464.
- (1927), Notes on the Vascular Supply in the brain of a Holocephalian — *Hydrolagus (Chimaera) colliei*. *J. Comp. Neur.* **43**, 193—200.
- (1928), The vascularity of various parts of the central nervous system of the dogfish *Squalus sucklii* (GIRARD). *J. Comp. Neur.* **46**, 97—123.
- (1938), Vascularity in the brain of frog (*Rana pipiens*). *J. Comp. Neur.* **69**, 453—470.
- (1945), The architecture of the cerebral capillary bed. *Biol. Rev.* **20**, 133—146.
- DOHRN, A. (1886), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XI.: Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel **7**, H. 1, 128—176.
- O'DONOGHUE, CH. H., and ABBOT, E. (1928), The blood vascular System of the Spiny Dogfish. *Squalus acanthias* L. and *Squalus sucklii* GILL. *Transact. Roy. Soc. Edinburgh* **55**, 823—890.
- DORN, E. (1955), Der Saccus vasculosus. *Handb. mikrosk. Anat. d. Menschen* **4/2**. Hrsg. MÖLLEN-DORFF, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- DUNNING, H. S., and WOLFF, H. G. (1937), The relative vascularity of various parts of the central and peripheral nervous system of the cat and its relation to function. *J. Comp. Neur.* **67**, 433—450.
- EDINGER, L. (1908), Vorlesung über den Bau der Nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Bd. 2: Vergleichende Anatomie des Gehirns. Vogel, Leipzig.
- EVANS, HOWARD E. (1952), The correlation of brain pattern and feeding habits in four species of Cyprinid fishes. *J. Comp. Neur.* **97**, 133—142.
- EVANS, MUIR H. (1931), A comparative Study of the Brains in British Cyprinoids in Relation to their Habits of Feeding, with special reference to the anatomy of the Medulla oblongata. *Proc. Roy. Soc. London, B*, **108**, 233—257.
- FINLEY, K. (1939), The capillary beds of the paraventricular and supra-optic nuclei of the hypothalamus. *J. Comp. Neur.* **71**, 1—20.
- FLORENTIN, P. (1936), La vascularisation des neurones végétatifs du diéncéphale chez les Poissons osseux. *Bull. mens. Soc. Sc. de Nancy*, 233—238.
- FORSELLUS, S. (1957), Studies of Anabantid Fishes. II. Anatomy and histology of some endocrine organs. *Zool. Bidrag Uppsala* **32**, 305—332.
- FRANZ, V. (1912), Das Kleinhirn der Knochenfische. *Zool. Jahrb., Abt. Ontog.*, **32**, 401—464.

- FRANZ, V. (1913), Sehorgan. In: Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere, Oppel, 7. Teil. Fischer, Jena.
- GEIGER, W. (1956), Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums. Acta anat. **26**, 121—163, u. **27**, 324—350.
- GILLILAN, L. A. (1959), Significant superficial anastomoses in the arterial blood supply to the human brain. J. Comp. Neur. **112**, 55—74.
- GOLDSTEIN, K. (1905), Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische. Arch. mikrosk. Anat. **66**, 135—219.
- GOODRICH, E. S. (1930), Studies on the Structure and Development of Vertebrates. MacMillan & Co., London.
- GRANEL, F. (1923), Etude histologique et embryologique sur la pseudobranchie des Téléostéens. Arch. anat. histol. **2**, 155—194.
- GRODZINSKI, Z. (1938), Das Blutgefäßsystem. In: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs **6**, 1. Abt., 2. Buch, Echte Fische, Teil 2, 1—77.
- GÜNTHER, K., und DECKERT, K. (1956), Über die synkranialen Gefäßstämme des Tiefseefisches *Malacosteus niger* AYRES (*Isospondyli*, *Malacosteidae*). Zool. Beitr. **2**, H. 2—3, 257—271.
- HALLER V. HALLERSTEIN, V. (1934), Zerebrospinale Nervensystem. In: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere **2**, 1. Hälfte, Nervensystem. Hrsg. BOLK, GÖPPERT, KALIUS, LUBOSCH. Urban & Schwarzenberg, Berlin und Wien.
- HELFER, H. (1957), Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Kapillarisation des embryonalen Vogelgehirns. Acta anat. **31**, 305—352.
- HOFMANN, M. (1900), Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. Zschr. Morph. Anthropol. **2**, 247—322.
- (1901), Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. Zschr. Morph. Anthropol. **3**, 239—299.
- HOLMGREN, N. (1920), Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische (*Osmerus eperlanus*). Acta Zool. **1**, 137—315.
- KAPPERS, C. U. A. (1921), Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. De Erven F. Bohn, Haarlem.
- (1933), The Forebrain arteries in Plagiostomes, Reptiles, Birds and Monotremes. Proc. of the Section of Sciences, Konink. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam **36**, 52—62.
- KRAUSE, R. (1923), Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. IV. Teleostier, Plagiostomen usw. Walter de Gruyter & Co., Berlin u. Leipzig.
- KRŽZANOVSKI, S. G. (1934), Die Pseudobranchie. (Morphologie und biologische Bedeutung.) Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog., **58**, 171—239.
- KRZANOWSKA, H. (1954), The main vessels of the brain in *Silurus* (*S. glanis*). Folia morfol. (Warszawa) **5**, 257—272. (Polnisch.)
- KUHLENBECK, H. (1927), Vorlesungen über das ZNS der Wirbeltiere. Fischer, Jena.
- LEINER, M. (1937), Die Physiologie der Fischatmung. In: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs **6**, 1. Abt., 2. Buch: Echte Fische, 1. Teil, Kap. VII/4, 827—910.
- LISSNER, H. (1923), Das Gehirn der Knochenfische. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland **14** 125—184.
- LÜDICKE, M. (1939), Über die Kapillargebiete des Blutgefäßsystems im Kopf der Schlangen (*Tropidonotus natrix* L. und *Zamenis dahlí*). Zschr. Morph. Oek. d. Tiere **36**, 401—445.
- MAURER, F. (1884), Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Morph. Jahrb. **9**, 229—252.
- (1888), Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. GEGENBAURS Morph. Jb. **14**, 175—222.

- MILLER, R. (1940), The diencephalic cell masses of the teleost *Cyrodora palliatus*. J. Comp. Neur. **73**, 345—377.
- MOTT, J. C. (1951), The gross anatomy of the blood vascular system of the Eel *Anguilla anguilla*. Proc. Zool. Soc. London **120**, 503—519.
- MÜLLER, J. (1840), Über Nebenkiemen und Wundernetze. MÜLLERS Arch. Anat. Physiol., 101—142.
- PALMGREN, A. (1921), Embryological and Morphological Studies on the Midbrain and Cerebellum of Vertebrates. Acta Zool. (Stockholm) **2**, 1—94.
- RAUTHER, M. (1940), Das Kiemensystem. In: BRONNS Klassen u. Ordnungen des Tierreichs **6**, I. Abt., 2. Buch: Echte Fische, 1. Teil, Kap. VII/2, 711—758.
- RIDEWOOD, W. G. (1899), On the relations of the efferent branches of the blood vessels to the Circulus cephalicus in Teleostean Fishes. Proc. Zool. Soc. London, 939—956.
- ROMEIS, B. (1943), Taschenbuch der mikroskopischen Technik. R. Oldenbourg, München und Berlin.
- ROOFE, P. G. (1934), The endocranial bloodvessels of *Amblystoma tigrinum*. J. Comp. Neur. **61**, 257—293.
- SCATIZZI, I. (1931), Nuovi materiali per la conoscenza delle pseudobranchie nei Teleostei. Pubbl. Staz. Zool. di Napoli **11**, 31—61.
- SCHARRER, E. (1928), Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische, I.) Zschr. vergl. Physiol. **7**, 1—38.
- (1930), Über sekretorisch tätige Zellen im Thalamus von *Fundulus heteroclitus* L. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische, II.) Zschr. vergl. Physiol. **11**, 767—773.
- (1932), Die Sekretproduktion im Zwischenhirn einiger Fische. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische, III.) Zschr. vergl. Physiol. **17**, 491—509.
- (1935), Über die Zwischenhirndrüse von *Christiceps argentatus* G. Pubbl. Staz. Zool. Napoli **15**, 123—131.
- (1939), The regeneration of end-arteries in the Opossum brain. J. Comp. Neur. **70**, 69—76.
- (1944), The blood vessels of the nervous tissue. Quart. Rev. Biol. **19**, 308—318.
- (1954), Zur Unterscheidung von Arterien und Venen im Gehirn. Naturwiss. **41**, 262—263.
- u. SCHARRER, B. (1954), Neurosekretion. In: Handb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen **6**, 5. Teil. Hrsg. MÖLLENDORFF. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- SHELDON, R. E. (1912), The olfactory tracts and centers in Teleosts. J. Comp. Neur. **22**, 177—339.
- SHELLSHEAR, J. L. (1920), The basal arteries of the forebrain and their functional significance. J. Anat. (Cambridge) **55**, 27—35.
- (1930), A Study of the Arteries of the Brain of the Spiny Anteater (*Echidna aculeata*) to illustrate the Principles of arterial Distribution. Philos. Transact. Roy. Soc. London B **218**, 1—37.
- STENDELL, W. (1914), Die Hypophysis cerebri. In: Lehrbuch d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere. Hrsg. OPPEL, 8. Teil. Fischer, Jena.
- STORK, H. A. (1932), Zur Homologiefrage der Teleostierpseudobranchie. Zool. Jahrb., Abt. Anat., **55**, 505—554.
- TSANG, YÜ-CHÜAN (1936), Vascular changes following experimental lesions in the cerebral cortex. Arch. Neurol. Psychiatr. **35b**, 1280—1288.
- VIALLI, M. (1926), Ulteriore contributo alla conoscenza delle Pseudobranchie dei Pesci. Pubbl. Staz. Zool. Napoli **7**, 367—373.
- DE VRIESE, B. (1905), Sur la signification morphologique des artères cérébrales. Arch. biol. **XXI**, 357—457.
- WILLIAMS, R. G. (1937), The development of vascularity in the hindbrain of the chick. J. Comp. Neurol. **66**, 77—96.

Anschrift der Verfasserin: VERA V. ZWEHL, Zoologisches Institut der Universität München.

Lebenslauf

Als Tochter des Chemikers Dr. GUSTAV v. ZWEHL und ELISABETH v. ZWEHL, geb. PSCHORR, wurde ich am 14. August 1928 in Hamburg geboren (deutsche Staatsangehörigkeit). 1930 zogen meine Eltern nach Italien (Neapel), wo ich die 5 Klassen der „Schweizer Schule“ (1934—1939) und anschließend $3\frac{1}{2}$ Jahre lang ein italienisches Gymnasium (Ginnasio-Liceo Umberto I, 1939—1942) besuchte. Im Winter 1942 verließen meine Mutter und wir Kinder Neapel und blieben 5 Jahre in Tegernsee (Obb.). Von dort aus ging ich in die Städtische Oberrealschule Miesbach, in der ich 1947 das Abitur bestand. Februar 1948 konnte die Familie in Italien wieder zusammenkommen (in Meda bei Mailand). Nach einjährigem Aufenthalt in Meda (Milano) und $1\frac{3}{4}$ Jahren in Schottland (Edinburgh) kam ich nach München. Hier begann im Wintersemester 1951/52 an der Ludwig-Maximilians-Universität mein Zoologiestudium, das mit einer Dissertation unter der Leitung von Prof. Dr. W. JACOBS, Zoologisches Institut, beendet wurde.

